Zeitschrift: Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society

Herausgeber: Schweizerische Entomologische Gesellschaft

Band: 21 (1948)

Heft: 3

Artikel: Morphologische, biologische und histologische Beiträge zur Kenntnis der Metamorphose der Trichopteren (Hydropsyche)

Autor: Haller, P.H.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-401038

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 20.08.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

MITTEILUNGEN DER SCHWEIZERISCHEN ENTOMOLOGISCHEN GESELLSCHAFT

Bulletin de la Société entomologique suisse

Bd. XXI, Heft 3 | Rédigé par Jacques de Beaumont Paul Bovey et Fritz Schneider | **25. Oktober 1948**

Morphologische, biologische und histologische Beiträge zur Kenntnis der Metamorphose der Trichopteren (Hydropsyche)

von

P. H. Haller

Aus der Zoologischen Anstalt der Universität Basel

Inhaltsverzeichnis

Seite

Einleitung 302

Material und Technik 304

I. Morphologisch-biologischer Teil 307

1. Die Larve 307

2. Der äussere Ablauf der Metamorphose 308

a) Die Larve und die Vorpuppe 308

b) Die Puppe 315

c) Die Imago 319

d) Die Flugzeiten 319

II. Histologischer Teil 320

1. Die Spinndrüsen 320

2. Überblick über den Bau der Nachschieber und ihres Verhaltens während der Metamorphose 329

3. Histologie des Nachschieberabbaus 335

a) Die Muskulatur 335

b) Die Hypodermis 338

c) Die larvo-imaginale Hypodermis des Abdomens 340

4. Die analen Blutkiemen 345

5. Die lateralen Lappenkiemen, ein Puppenorgan 349

Diskussion der Ergebnisse 354

Zusammenfassung 357

Literaturverzeichnis 358

EINLEITUNG

Viele Versuche wurden unternommen, die Metamorphosetypen der Insekten in Systemen zu ordnen. Die Autoren gingen meist von verschiedenen Voraussetzungen aus, je nach den jeweils im Vordergrunde stehenden Kenntnissen und Ansichten. Daraus ergab sich eine starke Vermengung der Begriffe: Larve, Puppe, Nymphe, Metamorphose, die auch heute noch sehr verschieden angewandt werden. Die Autoren stützten sich auf morphologische, biologische oder ontogenetische Merkmale. Eine Zusammenstellung der wichtigsten Arbeiten findet sich bei HANDLIRSCH (1928).

Das heute meist anerkannte Einteilungsschema stammt von HANDLIRSCH (1928). Seine Darstellung wurde im grossen und ganzen von WEBER (1933) übernommen. HANDLIRSCH benützte nebst morphologischen Merkmalen als Kriterium für die Einteilung der Insekten die Biologie und hauptsächlich die Phylogenie. Er teilte die Insekten ein in Heterometabola und Holometabola. Zu den Holometabolen gehören Insekten, deren Jungtiere dem Adulttier mehr oder weniger verschieden sind. Sehr häufig sind auch Lebensweise und Aufenthaltsort in der Jugend und in der Reife verschieden, oder zum mindesten unähnlich. Die Larven sind archaisch und können ausnahmsweise mit provisorischen Organen versehen sein. Flugorgane werden als Imaginalscheiben angelegt. Zu den Heterometabolen zählt er « alle nicht holometabolen Insekten ». HANDLIRSCH spricht allen Insekten Metamorphose zu.

Die Kontroverse der Ansichten über diese Begriffe führte GEIGY (1941) und GEIGY und PORTMANN (1941) zu einem Versuch, die tierischen Entwicklungsgänge ganz allgemein zu ordnen. Dieser Versuch geschah auf morphologisch-histologisch-embryologischer Grundlage. Die Begriffe Larve und Metamorphose wurden enger beschrieben und neu definiert, wie auch die Begriffe der direkten und indirekten Entwicklung. Betrachten wir die Entwicklungsgänge der Insekten von diesem Standpunkte aus, so können wir allen Holometabolen der HANDLIRSCH'schen Einteilung indirekte Entwicklung zusprechen, denn alle ihre Larven besitzen äusserlich gut sichtbare Organe. Nach den Kriterien der oben genannten Autoren finden sich auch unter den Heterometabola Formen mit indirekter Entwicklung; z. B. die im Wasser lebenden Larven der Hemimetabola (Odonaten, Plecopteren) und der Prometabola Ephemeriden). Sie alle besitzen larvale Kiemenanhänge, die während der Entwicklung verschwinden. Ein grosser Teil der übrigen Heterometabola machen eine direkte Entwicklung durch. Ihre Jugendform wäre demnach

nicht als « Larve » zu bezeichnen, sondern aus dem Ei käme eine Jugendform, die der ausgewachsenen weitgehend ähnlich ist und ihr im Laufe der weiteren Entwicklung immer ähnlicher wird.

Vergleichen wir die Insekten mit indirekter Entwicklung, so stellen wir fest, dass die Metamorphoseprozesse sehr verschieden verlaufen können. Eine Fliege z. B. besteht in ihrer Postembryonalzeit sozusagen nur aus larvalen Bildungen, wobei ihre wichtigsten Imaginalorgane schon auf embryonaler Stufe als Imaginalscheiben angelegt werden. (Vergl. z. B. PÉREZ, 1910 ; ROBERTSON, 1936.) Der Körper einer Odonatenlarve dagegen enthält eine viel grössere Anzahl imaginal determinierter Organe. Die Mundgliedmassen machen eine echte Metamorphose durch, wobei ihre Muskulatur histolytisch zerfällt (MUNSCHEID, 1933).

Bis jetzt wurden hauptsächlich holometabole Insekten untersucht, bei denen sich die imaginale Organisation auf eine Reihe kleiner Imaginalscheiben beschränkt, so z. B. die Dipteren (PÉREZ, 1910 ; ROBERTSON, 1936), Coleopteren (POYARKOFF, 1910 ; MURRAY and TIEGS, 1930), Lepidopteren (HUFNAGEL, 1918), Hymenopteren (PÉREZ, 1903 ; OERTEL, 1930). GEIGY (1937 untersuchte den äusseren Verlauf der Metamorphose von *Sialis lutaria* L (Megalopteren), einer holometabolen Insektenform, die sich durch wenig ausgeprägte indirekte Entwicklung auszeichnet. OCHSÉ (1944) beschrieb die Histologie der Metamorphose dieses Insekts. *Sialis* besitzt als Larvenorgane Tracheenkiemen, einen terminalen Schwanzfaden, Larvenantennen, -mundgliedmassen und -augen. Die äusserliche Ähnlichkeit von Larve, Puppe und Imago ist gross. In der Vorpuppenphase zerfallen sämtliche Gewebe der Tracheenkiemen und des Schwanzfadens autolytisch. Die Zerfallsprodukte werden phagocytiert. Eine eigentümliche Erscheinung tritt etwa zwei Tage vor der Verpuppung auf, die OCHSÉ als pupale Umstimmung bezeichnete. Hier werden sämtliche Abbauprozesse plötzlich abgebrochen und die Phagocyten verschwinden aus dem Blutbild. Später in der Puppe werden die noch vorhandenen Reste der Gewebe autolytisch abgebaut. Die meisten Gewebe von *Sialis* gehen ohne Veränderung von der Larve in die Imago über, sind also larvo-imaginal, während z. B. bei einer Fliege, wie schon erwähnt, fast alle Organe larval sind.

Auf Grund dieser Resultate schien es wünschenswert, weitere holometabole Insekten mit wenig tiefgreifender Metamorphose zu untersuchen. Es zeigte sich, dass die Trichopteren in dieser Hinsicht eine ganz besondere Stellung einnehmen. Während der Metamorphose verhält sich die Kopf-Brustregion anders als die Abdominalregion : Während das Abdomen wenig verändert in die Imago übergeht, macht der Vorderteil der Larve eine völlige Umwandlung durch.

Für die nachfolgende Untersuchung wurden *Hydropsyche*-Arten ausgewählt. Diese Formen erschienen für unsere Untersuchung interessant, da sie 1. leicht züchtbar im Laboratorium sind ; 2. kein

festes Larvengehäuse bauen und ihre Puppen keinen Kokon spinnen, was die Beobachtungsmöglichkeiten erleichtert. Schon zu Beginn der Untersuchung zeigte es sich, dass die Puppen sich ausserhalb jeglicher Gehäuse normal entwickeln können ; 3. die *Hydropsyche*-Arten sind in der Umgebung von Basel sehr stark vertreten, sodass die Materialbeschaffung keine grossen Schwierigkeiten bot ; 4. für Metamorphoseuntersuchungen sind sie interessant wegen ihrer grossen Zahl auffallender Larven- und Puppenorgane.

Über die Morphologie, Systematik und Biologie der Trichopteren liegt eine reiche Literatur vor. Die wichtigsten Arbeiten sind die von KLAPALEK (1888-1893), ULMER (1903), THIENEMANN (1905), SILTALA (1905-1907), WESENBERG-LUND (1910-1911), NIELSEN (1942).

Über histologische Vorgänge während der Metamorphose untersuchte LÜBBEN (1907) verschiedene Trichopterenarten. Er beschrieb den Umbau der Tracheen und des Darmes und den Aufbau der Geschlechtsorgane. Gleichzeitig untersuchte RUSS (1908) die Metamorphose des Darmes der Trichopteren.

Es ist mir eine Freude, auch an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. R. GEIGY, für die Anregungen zu dieser Arbeit, für die umsichtige Leitung der Untersuchungen und für die stetige Unterstützung, die er mir bei der Bearbeitung des Materials jederzeit zuteil werden liess, herzlich zu danken. Auch möchte ich Frl. Dr. K. SCHAEFFER für die Unterstützung, speziell auch in histologischen Fragen, meinen besten Dank aussprechen. Die Zeichnungen wurden von Herrn cand. phil. WOLFGANG GEIGER ausgeführt, dem ich an dieser Stelle nochmals danken möchte.

MATERIAL UND TECHNIK

Alle hier untersuchten Tiere gehören der Unterfamilie der *Hydropsychidae* an, und zwar wurden die Arten : *Hydropsyche angustpennis*, *Hydropsyche guttata*, *Hydropsyche pellucidula* und *Hydropsyche instabilis* untersucht. *Hydropsyche instabilis* unterscheidet sich von den andern dadurch, dass sie am 7. Abdominalsegment keine Büschelkiemen besitzt. Die andern drei Arten lassen sich nicht eindeutig voneinander unterscheiden. Diese Arten bilden geringe Unterschiede im Bau der männlichen Geschlechtsorgane bei der Imago. Die entsprechenden Formen sind beschrieben bei ULMER (1903 und 1909). Da die Speciesmerkmale so ähnlich sind, verzichten frühere Autoren auf die genaue Bezeichnung und sprechen nur von *Hydropsyche* (vgl. ULMER, 1903, WESENBERG-LUND, 1911, NIELSEN, 1942).

Da die ganze Entwicklung und der Metamorphoseablauf bei allen vier Arten identisch sind, kann auch in unserem Fall auf die Speciesbezeichnung verzichtet werden.

Die hier untersuchten Tiere stammen in den weitaus meisten Fällen aus der näheren Umgebung von Basel.

Die hauptsächlichsten Fundorte waren :

Rhein bei Basel ;
Röserenbach bei Liestal ;
Birs bei Basel ;
Kaltbrunnental bei Grellingen ;
Lange Erlen bei Basel (Abflusskanal des im Vogelschutz-Reservates gelegenen Weihers).

Einige Tiere stammen aus dem kleinen Bach bei Locarno. Diese wurden an Ort und Stelle fixiert.

Die Larven und Puppen von *Hydropsyche* sind sehr empfindlich gegen äussere Einflüsse. Rasche Temperaturunterschiede von über 1° C., starke Sonnenbestrahlung, schwacher Sauerstoffmangel bringen die Tiere rasch zum Absterben. Auch der Transport der Larven gestaltet sich schwierig.

Die Larven wurden in ein möglichst grosses Gefäss gesammelt, während des Transportes wurde die Temperatur ständig kontrolliert und speziell an warmen Tagen häufig das Wasser gewechselt. Eine Handpumpe lieferte den Tieren von Zeit zu Zeit frische Luft. Das Sammeln wurde an heissen Sommertagen immer in die frühesten Morgenstunden verlegt, sodass die Tiere vor Eintreten der Hitze im Laboratorium waren. Dort wurden die Tiere sobald wie möglich in Schalen von 5 ½ cm Durchmesser gebracht und einzeln protokolliert. Die Einzelhaltung erleichtert die Protokollierung und gestattet eine eingehende und individuelle Beobachtung der Tiere. Sie erweist sich geradezu als notwendig wegen des immer wieder auftretendem Kannibalismus. Bevor ich das Material vom Sammelgefäss in die Schalen bringen konnte, musste die Temperatur zwischen dem Sammelgefäss und dem Leitungswasser ausgeglichen werden. Dann wurden die Schalen in einem kühlem Raum aufgestellt. Das Wasser wechselte ich zweimal, an heissen Sommertagen sogar dreimal täglich, wobei zu beachten war, dass kein Temperaturunterschied über 0,5° C. eintrat. Der Wasserwechsel geschah über einem grossen, mit gut durchlüftetem Leitungswasser gefüllten Gefäss, das durch langes Stehen im Raum die Temperatur des Schalenwassers angenommen hatte. Auf diese Weise gelang es mir, *Hydropsyche*-Larven über die ganze Metamorphoseperiode bis zum Schlüpfen der Imago aufzuziehen. Die Ernährung der Larven bot keine Schwierigkeiten. Meistens verfütterte ich Algen verschiedenster Arten. In der Natur dagegen leben sie meist von Zoo- und Phytoplankton. Es war dabei zu beachten, dass das

Futter ins Netz der Larve eingeschoben wurde ; denn liegt es frei im Gefäss, so nimmt das Tier das Futter nicht an. Seltener verfütterte ich Tubifex. Leider verunreinigen diese Oligochaeten mit ihrer starken Schleimabsonderung die Larven und die Schalen, sodass beide oft gereinigt werden müssen, was die Tiere nicht ertragen.

Algen und Tubifex wurden von der Larve in das Netz eingesponnen und dienten nun als Baumaterial wie auch als Nahrung. Schädlich für die *Hydropsyche*larven und -puppen erwies sich auch häufiges Stören, d. h. häufiges Herausnehmen aus dem Gefäss, um die Metamorphoseveränderungen zu beobachten. Die Tiere sterben dabei meist während der Puppenhäutung ab.

Die Tiere, die zu histologischen Untersuchungen verwendet wurden, fixierte ich bei 40° C. in der Fixierflüssigkeit nach Petrunkewitsch, die sich sehr gut eignete. Teilweise wurden ganze Tiere fixiert. Diese wurden zum besseren Eindringen der Fixierflüssigkeit leicht angeschnitten, häufig zerschnitt ich die Tiere in mehrere Stücke oder fixierte einzelne Organe. Die Tiere wurden immer lebend in die Fixierungsflüssigkeit gebracht.

Zur Einbettung wurden die Objekte über Methylbenzoat-Celloidin in Paraffin gebracht, dem 5 % Bienenwachs beigemischt war. Die Schnittdicke betrug 7 μ. Gefärbt wurde in Eisenhämatoxylin nach Heidenhain oder Hämatoxylin-Eosin-Lichtgrün nach Prenant. Um den Abbau der Kerne der Spinndrüsen zu untersuchen, wurde auch die Feulgensche Nuclealreaktion angewendet, teilweise wurde mit Lichtgrün gegengefärbt. Zur Vitalfärbung der Spinndrüsen wurden die Organe am lebenden, mit Äther narkotisierten Objekt herauspräpariert und entweder in eine Lösung von Neutralrot 1 : 50 000 in Ringer während fünf Minuten in feuchter Kammer gefärbt oder in einer Lösung von Visba-Grün B « Geigy » in 1 : 10 000 in Ringer 10 Minuten lang gefärbt. Visba-Grün B « Geigy » entspricht dem Janusgrün der « Höchst-Farbwerke », das nicht mehr erhältlich ist. Dieser Farbstoff lässt sich sehr gut zu Vitalfärbungen verwenden.

I. MORPHOLOGISCH-BIOLOGISCHER TEIL

1. Die Larve

Die Larven von *Hydropsyche* gehören zu den netzbauenden Trichopterenlarven der fliessenden Gewässer. Ihrer Form nach sind sie campodeid. Ihre Länge variiert von 14—19 mm (ohne Nachschieber), ihre Breite von 2—3 mm (gemessen am 3. Abdominalsegment). Der Kopf, Pro-, Meso- und Metathorax sind stark chitinisiert und dunkelbraun gefärbt. Das dunkle Zeichnungsmuster ist sehr variabel. Der Kopf ist oval und mit kauenden Mundgliedmassen versehen. Im Gegensatz zur Imago fehlen der Larve Antennen. Diese sind reine Imaginalorgane. Die Vorderbeine besitzen an der Coxa zwei starke Haken (Abb. 1) und sind kräftiger gebaut als die Mittel- und Hinterbeine, die als Gehbeine ausgebildet sind. Alle drei Paare sind stark gepanzert, ihr Chitin ist dabei durchscheinend. Ventral liegen auf dem Meso- und Metathorax je zwei Paar Büschelkiemen. Das Abdomen ist weichhäutig und durch das Durchschimmern des Fettkörpers grün gefärbt. Es besteht aus 10 stark behaarten Segmenten. Als abdominale Anhänge finden wir vom 2. bis 6. Abdominalsegment je zwei Paar büschelförmig verzweigte Tracheenkiemen, während das 1. und 7. Segment nur ein Paar dieser Organe besitzt. (Das 7. Segment von *H. instabilis* hat keine Büschelkiemen.) Aus den Seiten der 4. bis 6. Abdominalsegmente ragen beiderseits je drei winzige Zipfel hervor, während auf dem 3. und 7. Segment sich nur ein solcher findet. Diese Zipfel sind die Anlagen der lateralen Lappenkiemen, einem Puppenorgan, von dem in einem späteren Kapitel die Rede sein soll.

Am Körperende sitzen zwei Nachschieber, die je ein Borstenbüschel und einen starken Haken tragen, womit sich das Tier in seinem Netz verankert (Abb. 19).

Die Larve lebt unter Steinen in stark fliessenden Gewässern. Mit ihrem Spinnsekret baut sie trichterförmige Netze, die gegen hinten zu in eine Wohnröhre ausmünden. Häufig werden in die Röhre Blattstücke und sonstige kleine Objekte, die im Wasser liegen, eingesponnen. Die Öffnung des Netzes, in der sich allerlei Nahrung verfängt, ist gegen die Strömung gerichtet.

Normalerweise verlässt die Larve ihr Netz nicht, wird sie aber dazu gezwungen, so kriecht sie auf dem Grunde des Gewässers umher oder schwimmt. Man beobachtet dabei, dass sie sich maximal streckt, ihre Beine spreizt und mit dem Abdomen starke seitwärtsschlagende Bewegungen macht. Nimmt man eine Larve aus ihrem

Netz heraus, so kehrt sie in der Regel nicht dahin zurück, sondern baut sich eine neue Wohnung. In ganz seltenen Fällen sucht sie ihr altes Netz wieder auf.

Hydropsyche überwintert meistens als ausgewachsene Larve. Am 2. Februar 1946 fand ich allerdings in den Langen Erlen bei Basel drei Larven, die ihre vorletzte Larvenhäutung noch nicht durchgemacht hatten. Zwei davon häuteten sich ein paar Tage später, die dritte machte zwei Häutungen durch, starb aber kurz nach der zweiten Häutung.

2. Der äussere Ablauf der Metamorphose

a) *Die Larve und die Vorpuppe*

Die Beobachtungen über die Einzelheiten der Veränderungen während der Metamorphose wurden im Laboratorium gemacht, und zwar anhand von Tieren, die im letzten Larvenstadium eingebracht worden waren. Zum Vergleich wurden jeweils Tiere des betreffenden Alters aus dem Freiland zugezogen. Es zeigte sich dabei, dass die Zeit, die vom ersten Auftreten der Metamorphoseanzeichen bis zum Schlüpfen der Puppe benötigt wird, bei *Hydropsyche* in jedem Falle konstant ist und vier Tage dauert. Ebenfalls konstant ist der zeitliche Ablauf der Metamorphosevorgänge in den einzelnen Organen. Auf Grund dieser Tatsache ist es möglich, eine Einteilung der Metamorphosestadien in acht Phasen vorzunehmen und die histologischen Veränderungen der Metamorphose zeitlich zu lokalisieren.

Phase A

Unter der Phase A verstehen wir den Zustand der ausgewachsenen Larve.

Phase B

Als erstes Anzeichen der herannahenden Metamorphose wird festgestellt, dass die Larve ihr Netz verlässt und lebhaft umherzukriechen beginnt. Durch Anwachsen des Fettkörpers wird das Abdomen merklich dicker und erscheint heller. Gleichzeitig schieben sich die Hinterleibssegmente ineinander, wodurch eine Verkürzung des Tieres um etwa $^1/_5$ der ursprünglichen Länge eintritt. Die Larve hört plötzlich zu fressen auf, obgleich die Mandibeln noch geraume Zeit beweglich sind. Die Anlagen der lateralen Lappenkiemen am Abdomen wachsen aus, ohne dass vorher eine Häutung stattgefunden hätte.

12—24 Stunden nach dem Verlassen des Netzes beginnt die Larve mit dem Bau des Puppengehäuses. Es besteht aus einem dichtgewobenen Netz, an dessen Aussenseite Steinchen befestigt sind. Dieses Bauwerk ist an der Unterseite eines grösseren Steines befestigt und ist allseitig verschlossen. Im Laboratorium zog ich die Larven in kleinen Schalen von 5 ½ cm Durchmesser auf. In der Regel baut die Larve eine Wohnröhre ohne Trichter ; in ganz seltenen Fällen jedoch sah ich, dass Ansätze zu einem Trichter geschaffen wurden. Vermutlich hängt der Bau dieses Trichters mit dem Vorhandensein einer Wasserströmung zusammen. Oftmals konnte ich beobachten, wie *Hydropsyche* ihr Puppengehäuse baut. Steht der Larve kein Baumaterial zur Verfügung, so spinnt sie nur ein sehr dichtes, engmaschiges, weissliches Netz. Stellt man ihr jedoch Baumaterial zur Verfügung, so spinnt sie alles Erreichbare ein ; Glassplitter, Fäden, Watte, Algen, Tubifex. Während des Baues verankert sich die Larve mittels der Haken ihrer Nachschieber in die schon gesponnenen Fäden, streckt den Kopf aus der Öffnung heraus und presst die Seide aus dem Labrum. Mit Hilfe ihrer Vorderbeine befestigt sie den Faden am Gefäss. Die Larve baut eine Zeitlang auf der einen Seite, dann kehrt sie sich im Netz um, um von der Gegenseite fortzufahren. Um sich zu drehen, legt das Tier den Kopf gegen die ventrale Seite des Abdomens und drückt diesen so lange nach rückwärts, bis eine Drehung von 180° vollzogen ist. Sofort wird nun in der neuen Richtung weitergebaut. Um zu sehen, wie lange eine Larve an einem Stück baut, gab ich ihr als Baumaterial kleine Glassplitter. Dieses Material hat den grossen Vorzug, dass das Gehäuse durchsichtig bleibt und das Tier gut darin beobachtet werden kann. Es wurde jeweils nur ein Glassplitter eingebaut, dann kehrte sich das Tier um und setzte auf der andern Seite einen neuen Splitter ein. Nach zwei bis drei Umdrehungen ruhte das Tier für ca. drei bis vier Minuten aus. Von den Glassplittern wurden nur diejenigen verwendet, die in Greifnähe lagen. Niemals verliess die Larve das Netz, um weitergelegene Partikel zu holen ; werden Glassplitter ausser Reichweite der Larve gelegt, so versucht das Tier nicht, sie zu erreichen. Die Nachschieberhaken bleiben immer im Netz verankert ; verliesse die Larve es in der freien Natur, so würde sie sofort von der Strömung weggerissen werden.

Phase C

Sobald der Bau des Puppengehäuses beendigt ist, schliesst sich die Larve darin ein und beginnt mit dem Abdomen charakteristische, schlagende Bewegungen auszuführen, die man als Atembewegungen bezeichnet. Das Tier liegt mit der Ventralseite gegen die Unterlage des Gehäuses. Die Beine sind ganz an den Körper gepresst, wobei

die Vorderbeine cephalwärts, die Mittel- und Hinterbeine caudalwärts gerichtet sind.

Nimmt man ein solches Tier aus dem Netz heraus, so hören die Atembewegungen sofort auf, es kriecht in der Schale herum und versucht ein neues Netz zu bauen, was ihm aber nicht gelingt; trotz starker Spinnbewegungen können höchstens einige wenige Fäden herausgepresst werden. Die Spinndrüse ist aber noch voll Sekret. Die Larve ist nun zur Vorpuppe geworden.

Unter dem Vorpuppenstadium verstehe ich die Zeit vom Verschluss des Gehäuses an bis zur Puppenhäutung. Dieses Stadium dauert zwei Tage. Während dieser Zeit finden im Tier grosse Umwälzungen statt, die zum Teil äusserlich sichtbar sind. Mundgliedmassen, Beine, Nachschieber werden umgebaut; Antennen, Maxillar- und Labialpalpen und äussere Geschlechtsorgane werden aufgebaut. Die thorakalen, ein Teil der abdominalen Büschelkiemen sowie die Analkiemen werden abgebaut.

Ein Vorpuppenstadium wurde bei Trichopteren mit einer Ausnahme noch von keinem Autor beschrieben. THIENEMANN (1905) spricht von einem zweitägigen Ruhestadium der Larve, NIELSEN (1942) sagt, dass sich in der Ruhelarve unter der Larvencuticula eine Puppencuticula bilde. Er erwähnt die Stellung der Beine, die am Körper angepresst sind. GLASGOW (1937) beschreibt die neuseeländische Trichopterenart, *Hydropsyche colonia* McL. Er sagt, dass zwischen der Larve und der Puppe eine Praepupa auftrete, ihre Länge solle um die Hälfte kürzer sein als die der Larve. Das Zustandekommen der Verkürzung interpretiert der Autor damit, dass die Larve zum Bau des Puppengehäuses ihre ganze Seide verbraucht habe und dass dadurch die Spinndrüsen schrumpfen. Die Schrumpfung der Spinndrüsen habe eine Verkürzung des Körpers zur Folge, durch die Verkürzung brauche das Tier eine kleinere Puppenwohnung zu bauen.

Wie wir in einem späteren Kapitel sehen werden, sind die Spinndrüsen von *Hydropsyche* nach dem Bau des Puppengehäuses prall mit Sekret gefüllt und in der Vorpuppe quellen die Spinndrüsen beträchtlich auf, sodass keine Verkürzung des Körpers durch das Schrumpfen dieser Organe eintreten kann. Die Spinndrüsen schrumpfen erst in der Puppe zusammen. Bei unseren *Hydropsyche*arten tritt niemals eine Körperverkürzung um die Hälfte ein, sondern nur etwa um $^1/_5$ der Larve.

Phase D

6—8 Stunden nach dem Einschluss beginnen sich am Tier Veränderungen abzuzeichnen, es hat Mühe die Hinterbeine zu bewegen. Der Beininhalt wird trübe. Diese Trübung wird durch den Abbau der Beinmuskulatur, die distal-proximalwärts fortschreitet,

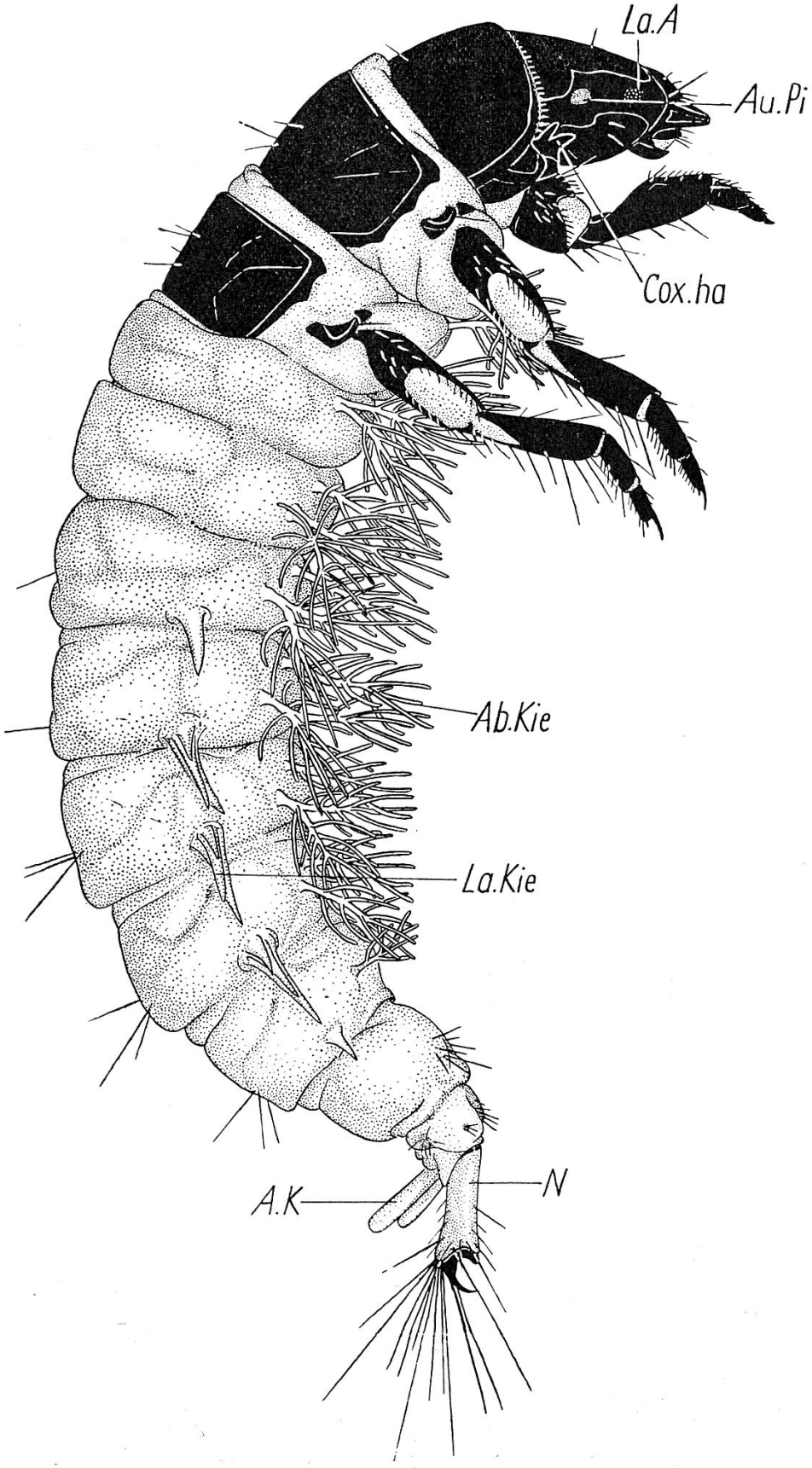


Abb. 1. — Vorpuppe in der Phase G. Das Augenpigment wandert gegen die Kopfbasis. — La. A, Larvenauge. — Au. Pi, Augenpigment. — Cox. ha, Coxalhaken. — Ab. Kie, Abdominalkiemen. — La. Kie, laterale Lappenkiemen. — A. K, Analkiemen. — N, Nachschieber.

verursacht. Drei Stunden später ist der ganze Beininhalt retrahiert und die Hinterextremität erscheint leer. In dieser Phase wird der Inhalt der metathorakalen Büschelkiemen abgebaut.

Phase E

Das Puppenbein beginnt in die leere Chitinhülle einzuwachsen, sobald der Inhalt des Hinterbeins völlig retrahiert ist, diesen Zustand zeigt Abb. 2. Das Puppenbein wächst bis in das erste Tarsalglied hinein. Während des Einwachsens des Puppenbeines in die leere Chitinhülle wird der Inhalt des Mittelbeines in analoger Weise wie der der Hinterbeine retrahiert. Der Inhalt der mesothorakalen Kiemen zieht sich in den Körper zurück. Gleichzeitig wird auch der Inhalt der Mundgliedmassen zurückgezogen. Die Bildung der Puppenmundgliedmassen vollzieht sich im Innern der Kopfkapsel und kann äusserlich nicht verfolgt werden. Die Hypodermis löst sich von der Larvenhaut am ganzen Körper los, ebenso wird das Pigment des Larvenauges abgehoben, und an der Cuticula bleibt ein heller, durchsichtiger Fleck zurück (Abb. 1).

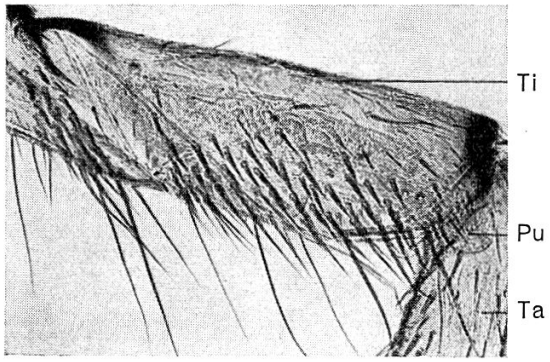
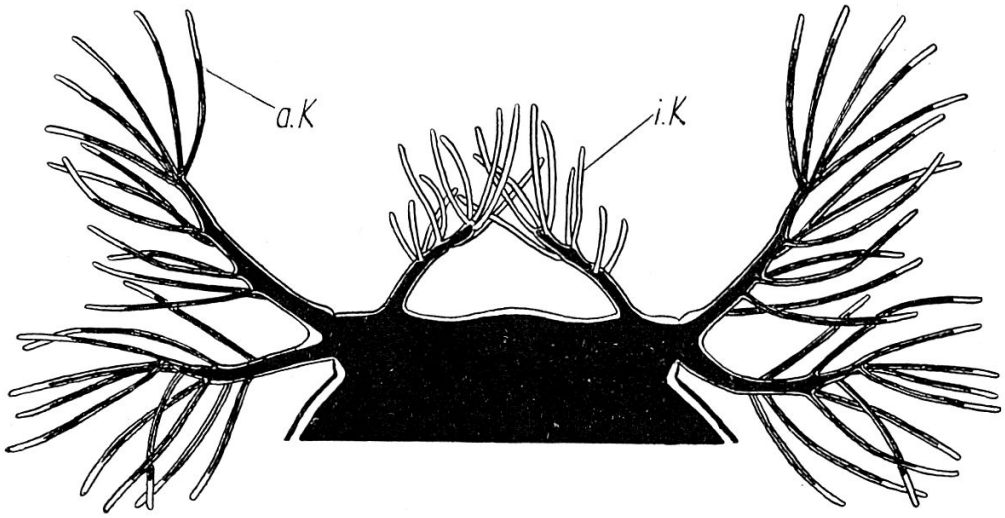


Abb. 2. — Vorpuppe in der Phase E, Hinterbein. Das Puppenbein ist bis in das 1. Tarsalglied eingewachsen (Microphot., Vergr. 45 ×). — Ti, Tibia. — Ta, Tarsus. — Pu, Puppenbein.

Abb. 3. — Schema der Retraktion des Inhaltes der inneren Reihe der abdominalen Büschelkiemen. Ihr Inhalt wird zurückgezogen, an den Kiemen der äusseren Reihe ist die Cuticula abgehoben (Phase G-H). — i.K, Kiemen der inneren Reihe. — a.K, Kiemen der äusseren Reihe.



Phase F

Drei Stunden nach Beginn der Phase E wachsen die Puppenbeine in die Hüllen der Mittelbeine hinein. Der Inhalt der Vorderbeine wird retrahiert.

Das Augenpigment sinkt tief in die Kopfkapsel hinein. Diese Phase dauert auch ca. drei Stunden.

Phasen G—H

Zeitlich können diese Phasen nicht unterschieden werden, da äussere Veränderungen an der Vorpuppe sehr gering sind.

Die Puppenbeine wachsen in die Vorderbeine hinein. Das Auge wandert an die Kopfbasis und das sich bildende Puppenauge schimmert durch die larvale Kopfcuticula durch.

Der Inhalt der innern abdominalen Büschelkiemen beginnt ca. 12 Stunden nach dem Einwandern der Puppenbeine in die Vorderbeine sich zu retrahieren. Die äussern Büschelkiemen dagegen nehmen lediglich an der nun stattfindenden Häutung teil. Der Inhalt der innern Büschel retrahiert sich mehr und mehr, bis er völlig verschwunden ist. Abb. 3 zeigt im Schema diesen Vorgang. An den äussern Kiemen ist die Cuticula abgehoben, während der Inhalt der innern Büschel sich in Retraktion befindet.

Während der ganzen Vorpuppenzeit bleiben die analen Blutkiemen ausgestreckt. Reizt man sie durch Berührung, so werden sie eingezogen, um sofort wieder ausgestülpt zu werden. Erst ganz kurze Zeit vor dem Schlüpfen der Puppe reagieren sie nicht mehr und bleiben bei Berührung in Erektion. Das ist der Augenblick, in dem auch sie abgebaut werden. Der Abbau dieser Organe wird in einem späteren Kapitel behandelt. Die Puppe schlüpft zwei Tage nach dem Einschluss der Larve ins Puppengehäuse.

Abb. 1 zeigt eine Vorpuppe in der Phase G. Das Larvenauge ist noch nicht bis an die Kopfbasis gewandert.

Die Metamorphose verläuft in der Vorpuppe mit wenigen Ausnahmen schemagemäss (Tabelle 1), es können hie und da leichte Verschiebungen im Eintritt der einzelnen Abbauphasen eintreten, so kann z. B. der Beginn des Retraktionsprozesses in den Mittel- und Vorderbeinen verzögert werden, oder im Gegenteil schon eintreten, bevor die Hinterbeine abgebaut sind.

Unter dem Vorpuppenstadium von *Hydropsyche* verstehen wir hier ein Metamorphosestadium, das sich zwischen Larve und Puppe einschiebt. Zwischen Larve und Vorpuppe tritt keine Häutung ein, gegenüber der Larve treten jedoch leicht zu erkennende Unterschiede auf :

1. Die Verkürzung des Tieres ;
2. Die Verdickung des Abdomens durch Fettanlagerung ;

Zeitliche Zusammenstellung der Metamorphosephasen von der Larve bis zum Schlüpfen der Puppe

TABELLE 1

Phase	Morphologische Veränderungen	Spinndrüsen (Hinterabschnitt)	Muskulatur (Nachschieber)	Zeit der einzelnen Phasen in Stunden	Gesamtdauer des Vorpuppenstadiums in Stunden
A	Larve.	Larve.	Larve.	—	—
B	Auswachsen der Lappenkiemen.	—	—	12—24	—
C	Vorpuppe : Alle Beine und Mundgliedmassen beweglich.	Aufhören der Sekretion, Häufchenbildung des Zellplasmas.	—	ca. 8	8
D	Hinterbeine bauen sich ab.		Lockerung der kontraktilen Substanz, Querstreifung unterbrochen.	ca. 3	11
E	Mittelbeine bauen sich ab, Ablösung der Cuticula, Abhebung der Augen.	Plasmahäufchen legen sich in Schollen.	Muskulatur schrumpft, Sarkolemm wellig.	ca. 3	14
F	Vorderbeine bauen sich ab, Augen sinken in die Tiefe.		Muskulatur verfärbt, Sarkolemm aufgelöst.	ca. 3	17
G	Augen wandern an die Kopfbasis.	Plasmaschollen abgerundet, erstes Auftreten der Kugeln.	Muskel kompakt, kontraktile Substanz zerfällt in Granula, Kernzerfall beginnt.	ca. 17	45
H	Innere Kiemenbüschel retrahieren ihren Inhalt.		Muskeln von Phagocyten befallen, Kernzerfall, Bildung der Puppenmuskulatur.		

3. Das Auswachsen der lateralen Lappenkiemen, einem Puppenorgan ;
4. Die Abbauvorgänge in Kopf, Thorax und Büschelkiemen.

GLASGOW (1937) gab als Charakteristik der Vorpuppe von *H. colonica* die Stellung des Kopfes an. Sie soll nach ihm immer quer zur Körperachse sein. Der Grund zu dieser Querstellung des Kopfes liegt darin, dass dieser in der richtigen Lage sein soll, um die Puppenmundgliedmassen bilden zu können, die ventral liegen.

Bei den *Hydropsyche*-Arten, die in unseren Gegenden vorkommen, kann es vorkommen, dass der Kopf im rechten Winkel zur Körperachse gebeugt wird, aber es ist dies nicht die Regel. Sehr oft bleibt er in der normalen Lage, die er bei der Larve hatte (Abb. 1).

b) *Die Puppe*

Wenn sich die Cuticula an der Vorpuppe überall von der Innenfläche der Hypodermis losgelöst hat und darunter bereits wieder eine neue Puppencuticula gebildet wurde, platzt dorsal die Larvenhaut des 1. und 2. Abdominalsegmentes auf. THIENEMANN (1905) hat anhand von Exuvien und von Tieren, die aus irgend einem Grunde nicht schlüpfen konnten, richtig vermutet, dass die Puppe zuerst mit dem Abdomen die Larvenhülle verlasse. Die junge Puppe schlüpft aus der entstandenen Öffnung zuerst mit dem Abdomen heraus, dann folgt der Thorax und schliesslich wird der Kopf aus der Larvenhülle herausgezogen. Die Tracheen, Vorder- und Enddarm mit den Analkiemen werden gehäutet. Ein Teil der Büschelkiemen und die lateralen Lappenkiemen sind bei der Puppe vorhanden.

Mehrmals konnte ich eine Puppenhäutung im Binokular beobachten. Die Tiere lagen in Blockschalen, wo sie keine Flächen, hatten um die Haut abzustreifen. Nach meinen Beobachtungen braucht die Puppe nicht, wie KLAPALEK (1893) behauptete, eine Fläche, an der die Haut abgestreift werden konnte.

Hier kommen im Schlüpfmoment gelegentliche grössere Unterschiede, sowohl bei Laboratoriumstieren wie auch bei frischgefangenen, schlüpfbereiten Vorpuppen vor. Öfters konnte ich beobachten, dass sie bis zu drei Tagen zu spät schlüpften. Unter der Larvenhaut entwickelte sich die Puppe ganz normal weiter und beim Schlüpfen war sie schon pigmentiert. Die Puppenzeit war dementsprechend um so viele Tage abgekürzt. In der Regel platzt bei der Häutung der Insekten die Haut auf der Dorsalseite des Thorax auf, häufig längs einer vorgezeichneten Naht. Ausnahmen davon sind in verschiedenen Insektenfamilien anzutreffen : Cyclorrhaphe Dipteren, Hymenopteren (EIDMANN, 1924).

Hydropsyche verbringt die grösste Zeit ihres Puppenlebens in ihrem Gehäuse. Die Puppe ist eine Pupa libera. Sie ist beweglich,

führt die gleichen rhythmischen Atembewegungen mit dem Abdomen aus wie die Vorpuppe. Auch die Mandibeln werden 18 Stunden nach dem Schlüpfen beweglich.

Morphologisch sieht die Puppe (Abb. 4) schon sehr stark der Imago ähnlich. Alle Organe, ausser Mandibeln und Nachschieber, gleichen weitgehend den Imaginalorganen. Der Kopf ist kurz und breit, Antennen, Maxillar- und Labialpalpen liegen dicht am Körper an. Die Fühler sind sehr lang und reichen bis über die mittleren Abdominalsegmente. Auffällig sind die stark chitinisierten Mandibeln, die beträchtlich stärker und grösser sind als die der Larve. Sie liegen in der für Trichopteren typischen Kreuzlage. Die drei Beinpaare sind deutlich voneinander getrennt, Meso- und Metathorax tragen die Flügelscheiden. Die Beine haben bereits die für die Imago typischen Sporen an den Tarsen, die Mittelbeine sind als Schwimmbeine ausgebildet, ihre Tibia ist verbreitert und mit Schwimmhaaren versehen.

Das Abdomen ist deutlich gegliedert, ventral trägt es die Büschelkiemen, davon sind aber nur die äussern erhalten. Seitlich ragen aus den Abdominalsegmenten beiderseits die lateralen Lappenkiemen, an den Segmenten 4—6 je drei Lappen, am 3. und am 7. Segment nur je ein Lappen. Das letzte Segment trägt beim Männchen die äusseren Genitalien, die denen der Imago sehr ähnlich sind. Die Nachschieber sind umgebaut worden. Ihre Form ist im Vergleich mit dem Larvenorgan ein wenig verschieden und sie sind nur noch eingliedrig. Ausser den lateralen Lappenkiemen besitzt die Puppe von *Hydropsyche* noch eine Reihe weiterer Puppenorgane. Das Abdomen hat dorsal auf den Segmenten 3—8 Chitinhaken und -platten, die als Bewegungsapparat funktionieren. Die schon erwähnten Schwimmbeine sind als Puppenorgane zu bezeichnen, da bei der Imago die Behaarung und beim Männchen die Verbreiterung wegfallen. Auch die Puppenmandibeln haben eine ganz andere Form als die der Larven ; die Imago hat als Mandibeln nur noch zwei Stummel. Mandibeln, Labrum und Nachschieber sollen nach THIENEMANN (1905) als « Putzapparate » dienen. Diese Ansicht lässt sich nicht aufrechterhalten, wie in einem späteren Abschnitt dargelegt werden soll.

Während der Puppenzeit vollziehen sich am Tier wenig äusserlich sichtbare Veränderungen.

Die frisch geschlüpfte Puppe ist weiss und unpigmentiert, sogar die Augen sind farblos. 18 Stunden nach dem Schlüpfen beginnt die Pigmentierung des Körpers. Sie nimmt ihren Anfang in den Augen, die eine rote Farbe annehmen. Der ganze Körper wird nach und nach dunkler, die Flügelscheiden und der Kopf werden braun. 18 Stunden nach dem Schlüpfen beginnt sich der Nachschieberinhalt zurückzuziehen, er erscheint als weisser, trüber Zapfen, der durch die Chitinhülle durchschimmert. Am dritten Puppentage haben die

Augen ihre definitive schwarze Färbung angenommen. Am sechsten Puppentag färben sich die Flügelscheiden dunkelbraun und das Flügelgeäder differenziert sich unter der Puppenhaut. An diesem Zeitpunkt hebt sich die Cuticula von der Hypodermis am ganzen Puppenkörper ab und eine neue imaginale Cuticula wird abgeschieden. In den Antennen, Maxillar- und Labialpalpen schimmern die imaginalen Körperteile durch die Puppencuticula durch.

Gegen Ende des 9. Puppentages fängt die Puppe an lebhaft zu werden. Mittels ihrer starken Mandibeln durchbeisst sie das Netzwerk, das die Steine des Gehäuses zusammenhält und die Wohnung auskleidet. Auf diese Weise bereitet sie sich ein Loch vor, durch das sie den Puppenkörper verlassen kann. Im Laufe des 10. Puppentages werden die Mittelbeine plötzlich beweglich. Die Puppe kriecht aus dem Gehäuse heraus und schwimmt auf dem Bauche liegend gegen das Ufer des Baches zu. Normalerweise heftet sie sich an einen Gegenstand, der aus dem Wasser herausragt, fest und klettert daran empor, bis sich ihr Thorax über dem Wasserspiegel befindet. Mittlerweile sind auch die Hinterbeine und die Mittelbeine beweglich geworden. Die Zeit zwischen dem Verlassen des Gehäuses und dem Schlüpfmoment variiert zwischen ein paar Minuten bis zu einer halben Stunde. In dieser kurzen Zeit wird der Inhalt der Puppenmandibeln bis auf einen kurzen Retraktionsstummel abgebaut. Der Abbau geht so rasch vor sich, dass er im einzelnen nicht beobachtet werden kann.

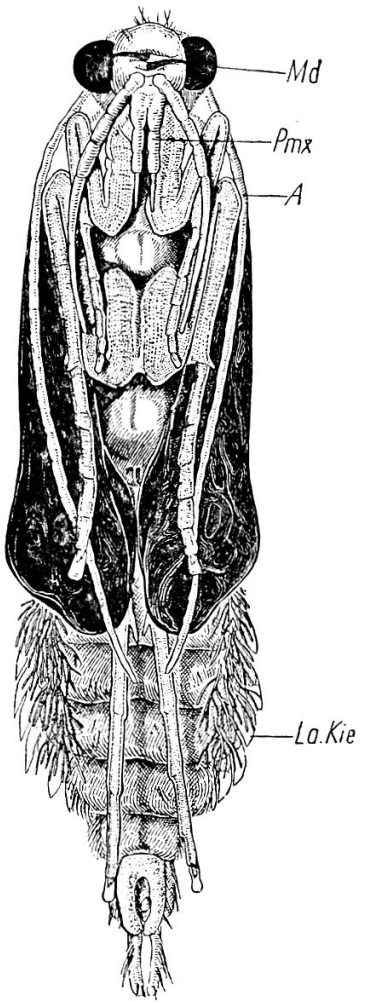


Abb. 4. — Puppe, 6 Tage alt, ♂. — Md, Mandibeln. — Pmx, Palpus maxillaris. — A, Antenne. — La. Kie, laterale Lappenkiemen.

Wenn sich die Puppe zum Schlüpfen anschickt, werden die Atembewegungen schneller. Durch die Puppenhaut ist der Imagokörper gut sichtbar. Plötzlich geht durch das ganze Tier eine Wellenbewegung cephalo-caudal und eine zweite caudo-cephal. In diesem Moment platzt die Puppenhaut dorsal längs einer vorgezeichneten Naht auf und die Imago tritt ins Freie. Zuerst befreit sich der Thorax, dann das Abdomen und zuletzt der Kopf. THIENEMANN (1905) beobachtete, dass die Imago den Kopf vor dem Abdomen aus der Puppenhülle befreit. Ich konnte den Vorgang häufig unter dem Binokular beobachten, und jedesmal stellte

ich fest, dass der Kopf zuletzt aus der Puppenhaut gezogen wurde.

Während des Schlüpfaktes, der ca. drei Sekunden dauert, breitet die Imago ihre Flügel aus. Sie fliegt sofort davon, ohne längere Zeit am Schlüpfort zu bleiben. THIENEMANN (1905) berichtet, dass nur kleinere Trichopterenarten auf der Wasseroberfläche direkt schlüpfen, ohne sich an einem Gegenstand festzuheften. Bei *Hydropsyche* konnte ich dies jedoch sowohl bei meinen Zuchttieren wie auch in der freien Natur beobachten. Das Tier bleibt zu diesem Zwecke ruhig an der Wasseroberfläche liegen, sodass nur der Thorax herausragt. Nachdem die Haut geplatzt ist, schlüpft die Imago aus. In der freien Natur sah ich zweimal auch *Rhycophila* auf diese Weise schlüpfen. An einem Bache, mit steilen künstlichen Ufern, wo Trichopteren keinen Halt an Gegenständen, die aus dem Wasser herausragen, finden können, konnte ich wiederholt *Hydropsychiden* auf diese Art schlüpfen sehen.

Das Puppenleben von *Hydropsyche* dauert zehn Tage, in ganz seltenen Fällen kann es sich auf zwölf Tage ausdehnen.

Während die Puppen meist in den frühen Morgenstunden oder in der Nacht schlüpfen, verlassen die Imagines die Puppenhaut meist am Nachmittag oder gegen Abend. Während des Tages halten sie sich an schattigen Orten, meistens in Bäumen versteckt, um in der Dämmerung auszuschwärmen.

Zum Metamorphosevorgang von *Hydropsyche* sei noch einmal ergänzend zusammengefasst :

Zwischen dem Larven- und dem Puppenstadium macht *Hydropsyche* eines durch, das wir als Vorpuppenstadium bezeichnen. Dieses unterscheidet sich in mancher Hinsicht von dem Larvenstadium, obgleich keine Häutung dazwischen erfolgt. Die Kopf- und Brustteile werden vollkommen umgebaut. Der Inhalt der Mundgliedmassen und der Beine wird retrahiert, in die leeren Hüllen wachsen die Puppenbeine hinein. Die thorakalen Büschelkiemen und auch das Larvenauge werden abgebaut. Das Abdomen macht keine so starken Umwälzungen durch. Es wird ein Puppenorgan gebildet, die lateralen Lappenkiemen, ein Teil der abdominalen Büschelkiemen und die Analkiemen werden ab- und die Nachschieber umgebaut.

Bei andern Trichopteren der fliessenden Gewässer konnte ich auch Vorpuppenstadien feststellen, sodass wir annehmen können, dass dies bei allen Trichopteren unserer fliessenden Gewässer vorkommt. Das Vorpuppenstadium stellte ich fest bei : *Rhyacophila, Silo, Plectrocnemia, Agapetus, Leptocerus.*

Beim Schlüpfen der Puppe platzt dorsal die Haut auf dem ersten und zweiten Abdominalsegment auf. Die Puppe macht äusserlich nicht so tiefgreifende Veränderungen durch wie die Vorpuppe. Das Tier bekommt nach und nach seine endgültige Pigmentierung.

Unmittelbar nach dem Schlüpfen scheint in der Puppe eine Ruhephase einzutreten, die 18 Stunden dauert, denn erst nach dieser Zeit beginnen die Veränderungen am Puppenkörper.

c) *Die Imago*

Von der Imago sei nur noch eine Besonderheit kurz erwähnt. Die frisch geschlüpfte Imago besitzt noch alle pupalen Kiemen, Büschelkiemen wie laterale Lappenkiemen. Wenige Stunden nach dem Schlüpfen, wenn sich das Abdomen dunkel gefärbt hat, sind die Kiemen eingetrocknet.

Beide Kiemenarten verschwinden somit durch Austrocknung, ohne dass eigentliche Abbauvorgänge stattgefunden hätten oder dass sie durch eine Häutung abgestossen worden wären.

d) *Die Flugzeiten*

Hydropsyche hat in unseren Breiten zwei Generationen im Jahr. Die eine im Frühjahr von Ende April bis Ende Mai, die Hauptflugzeit ist Ende Mai. Die zweite Generation fliegt von Mitte August bis Ende September ; in ganz warmen Jahren kann sie sich bis Mitte Oktober ausdehnen. Diese ist nicht so reich an Individuen wie die erste Generation, dagegen dauert sie länger. NIELSEN (1942) beobachtete in Dänemark nur eine Generation und zweifelt an den Angaben früherer Autoren aus südlicheren Gegenden, die von zwei Generationen sprechen. Er vermutet eher, dass in Mitteleuropa nur eine, aber dafür lange Flugzeit existiere. Dieser Auffassung kann ich mich nicht anschliessen. Ich beobachtete in unseren Breiten deutlich zwei Generationen. Die Eiablage erfolgt unter Wasser. Die Eier werden von einer Kittmasse eingehüllt, sodass sich ein Laich bildet, der an die Unterseite von Steinen oder Hölzern befestigt wird.

Die Embryonalentwicklung dauert je nach den herrschenden Temperaturverhältnissen 10—14 Tage. Die Junglarven unterscheiden sich von den nächstfolgenden Stadien durch das Fehlen sämtlicher ventralen Büschelkiemen, welche nach der ersten Häutung auftreten. Die Larven von *Hydropsyche* machen vier Häutungen durch (SILTALA, 1907).

II. HISTOLOGISCHER TEIL

1. Die Spinndrüsen

Die Spinndrüsen von *Hydropsyche* sind in ihrem Aussehen und Bau denen der Bombyciden sehr ähnlich. Sie bestehen aus zwei langen Schläuchen, die im Abdomen mehrmals in Schlingen gelegt sind. Im Kopf vereinigen sie sich und münden in einen unpaaren Ausführgang ins Labium. An der Vereinigungsstelle liegt eine sogenannte Presse. Am Drüsenschlauch lassen sich zwei Zonen unterscheiden, eine dickere, den Hauptteil der Drüse bildend, und eine dünnere, zur Presse führende. Die kleinen LYONEL'schen Drüsen, wie sie von LESPÉRON (1937) beschrieben werden, fehlen.

In ihrem histologischen Aufbau sind die beiden Drüsenregionen verschieden. Die dickere Zone, der Hinterabschnitt der Drüse, ist der produktive Teil. Er besteht aus grossen hexagonalen Zellen, die stark gelappte Kerne besitzen. Der Vorderabschnitt, die dünnere Region, besteht auch aus hexagonalen Zellen, ihre Kerne jedoch sind unverzweigt und viel kleiner. Es ist die konduktive Zone der Drüse. Die Spinndrüsen werden nur von einer Trachee versorgt, die am hinteren Ende der Drüse einmündet. Sofort nach ihrem Eintritt verzweigt sich die Trachee in wenige Tracheolen.

Die Seidenproduktion der Drüse ist so intensiv, dass eine Larve ihr Netz in zwei Stunden bauen kann. Wenn die verpuppungsreife Larve ihr Puppengehäuse gebaut und sich darin eingeschlossen hat, beginnt die Rückbildung der Spinndrüsen. Die Seidenproduktion hat aufgehört, das Drüsenlumen ist noch prall mit einem Sekretrest gefüllt, das später auf ungeklärte Weise verschwindet.

Die lebende Drüse ist weisslich und durchscheinend, ihre Kerne schimmern etwas dunkler durch und das Sekretlumen erscheint als dunkler Mittelstrang.

Das Verhalten der Spinndrüsen während der Metamorphose:

Im folgenden soll über den Abbau der Spinndrüsen näher eingetreten werden. Es werden jeweils der Hinterabschnitt, der Vorderabschnitt und die Resultate der Vitalfärbungen in beiden Abschnitten beschrieben werden, unter Beibehaltung der gleichen Phaseneinteilung, die im morphologisch-biologischen Teil aufgestellt wurde.

Phase A. — Larvale Drüse

Hinterabschnitt: Die Zellen des Hinterabschnitts der Spinndrüsen besitzen zwei Membranen. Gegen aussen wird die larvale Drüse von einer dicken Basalmembran, gegen das Lumen zu von einer dünnen Intima abgegrenzt. Ich wende im folgenden den auch von anderen Autoren verwendeten Ausdruck « Intima » für den lumenwärts gerichteten Rand des Spinndrüsenepithels an. Das Zellplasma ist weitgehend homogen, der Kern ist von einer deutlich sichtbaren Membran umgeben. In seinem Innern sind viele Nucleolen verteilt, die von zahlreichen Chromatinkörnern umgeben sind. Die Zellgrenzen sind nicht sichtbar. In der Abb. 5 ist eine Drüsenzelle in der « phase post-sécrétrice » nach LESPÉRON (1937) dargestellt. Ihr Plasma scheint lumenwärts dunkler gefärbt zu sein als gegen die Basalmembran. Dort liegen einige Vacuolen. Es ist der Zustand der Drüsenzelle, die soeben Seide produziert hat. Es wurde absichtlich eine solche für die Darstellung gewählt, weil dies dem Zustand unmittelbar vor Beginn des Abbaues entspricht. Die Drüsenzellen des Hinterabschnittes sind bis zu 350 μ lang.

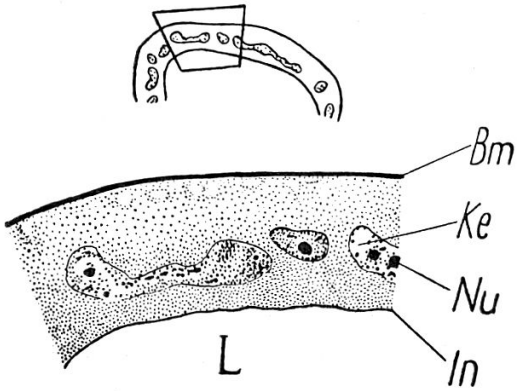
Vorderabschnitt (Abb. 12): Der Drüsenschlauch des Vorderabschnittes ist viel dünner als der der produktiven Zone. Auch hier sind die Zellen hexagonal, aber beträchtlich kleiner. Um jeden Zellkern herum ist eine leichte Ausbuchtung zu sehen. Zellgrenzen sind nicht sichtbar. Der Vorderabschnitt wird nach aussen durch eine Basalmembran abgegrenzt, wogegen die Intima verbreitert ist und Streifenstruktur aufweist, was für den Vorderabschnitt charakteristisch ist. Das Plasma ist homogen. Der Kern ist ziemlich gross und elliptisch, er enthält regelmässig verteiltes Chromatin und oft mehrere Nucleolen, die besonders im hinteren Abschnitt deutlich sind.

Vitalfärbung beider Abschnitte (Visba-Grün und Neutralrot): In der vitalgefärbten Drüsenzelle lassen sich die gleichen Bestandteile erkennen wie im Schnittpräparat. Im Hinterabschnitt sind die hexagonalen Drüsenzellen, die dünne Basalmembran und die dicke Intima. In der « phase post-sécrétrice » finden wir die basalwärtsliegenden Vacuolen. Der Kern mit seinen Nucleolen ist gut sichtbar. Im Hinterabschnitt hebt sich die breite Intima als dunkle Doppellinie ab. Der Kern mit seinen Nucleolen ist ebenfalls zu erkennen.

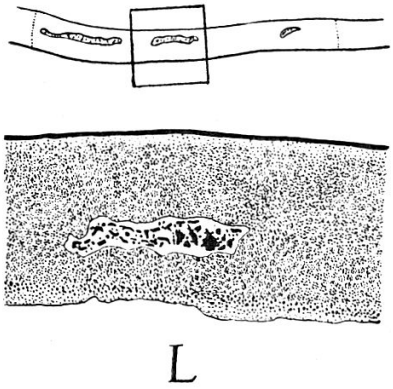
Phase C—D

Hinterabschnitt (Abb. 6): Wenn sich die Vorpuppe einmal ins Puppengehäuse eingeschlossen hat, beginnt der Abbau der Spinndrüsen. Die Seidenproduktion hört dabei auf. Die Drüsen sind zwar noch voll Spinnsekret, doch können sie es nicht mehr absondern.

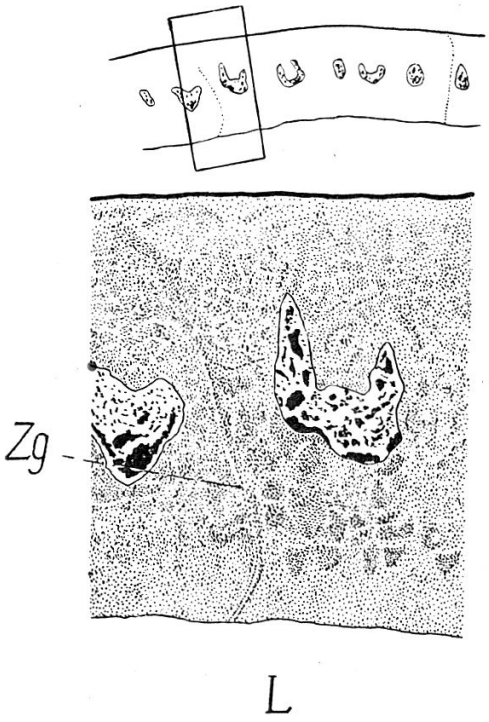
Nun beginnt die Drüse zu quellen. Das Plasma ist nicht mehr homogen, sondern sehr dicht gekörnt. Die Granula sind sehr fein



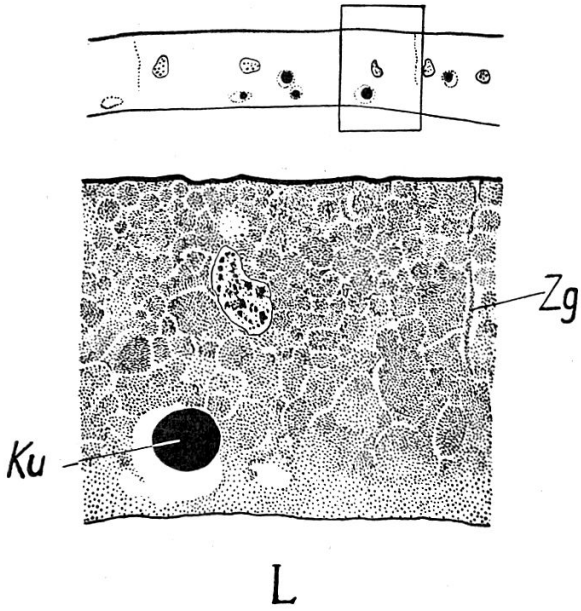
5



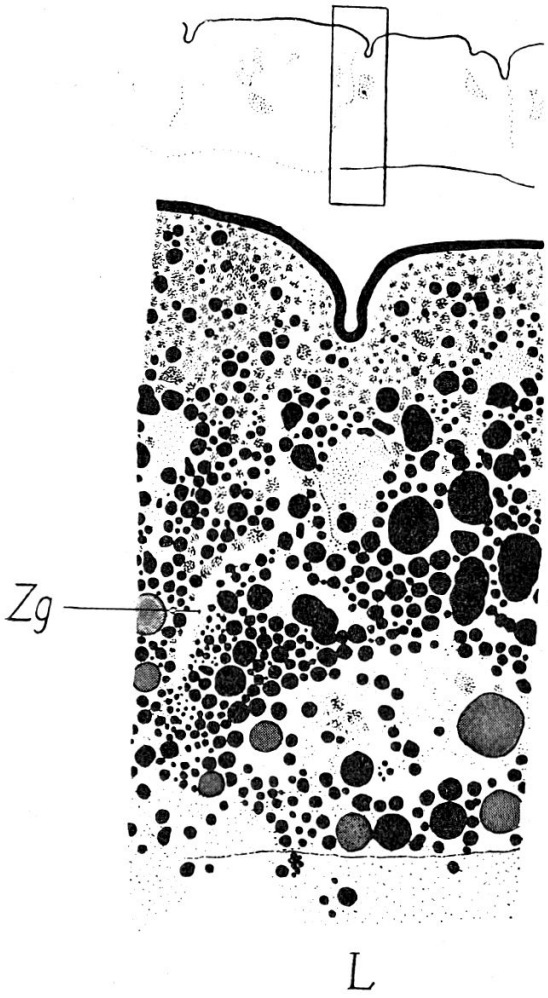
6



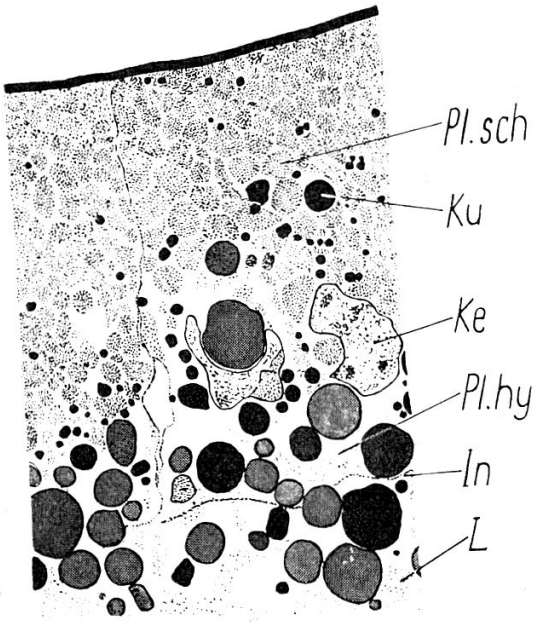
7



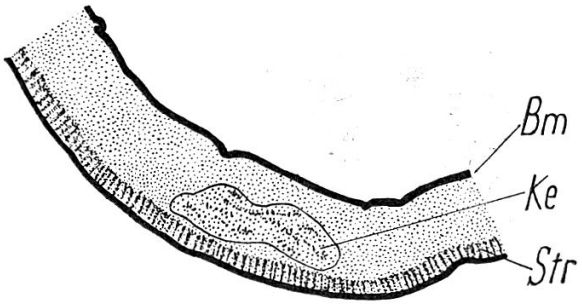
8



10

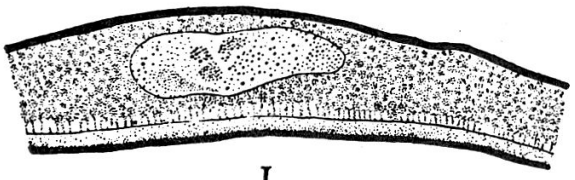


9



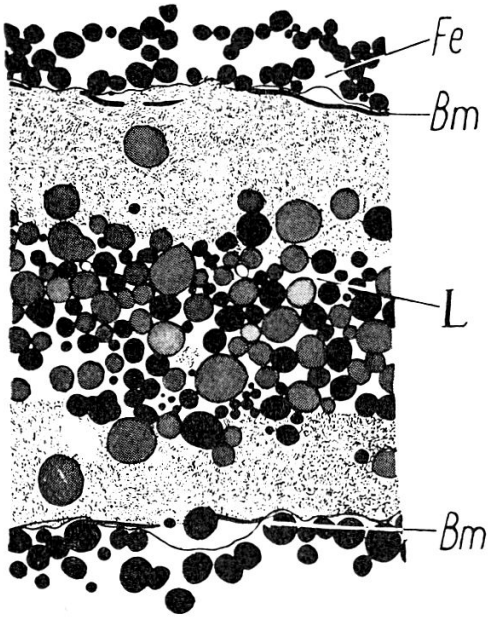
L

12

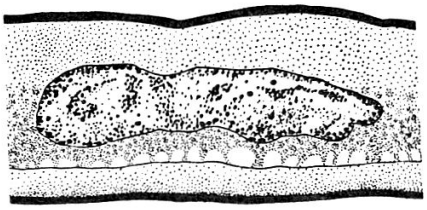


L

13



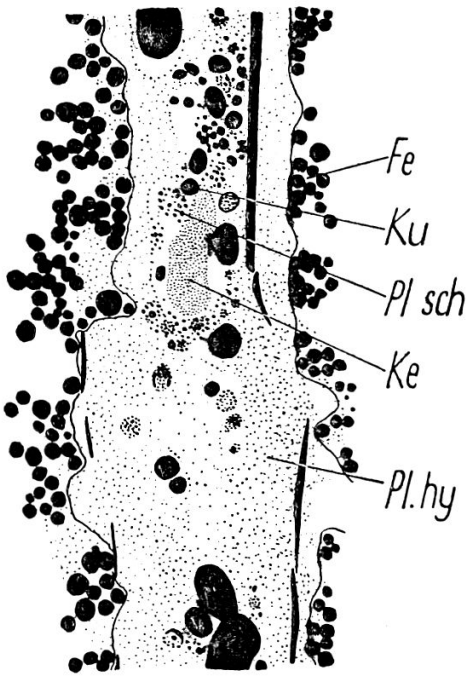
11



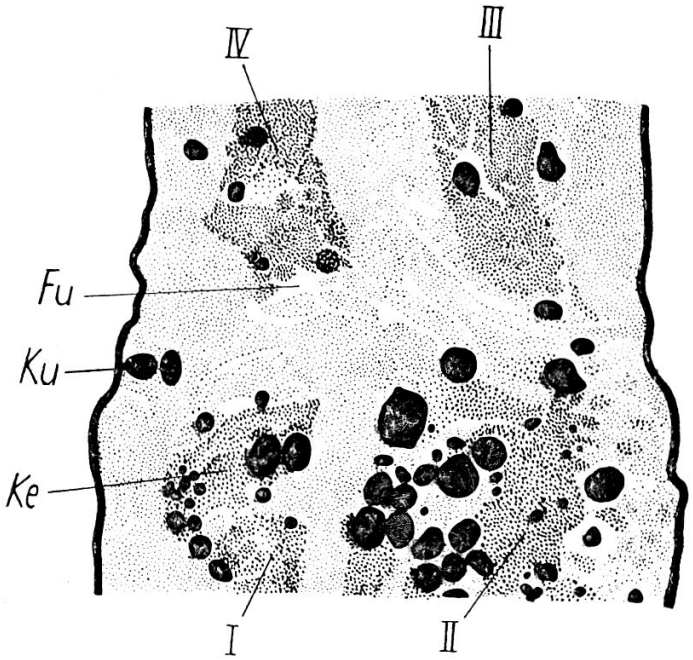
L

14

Abb. 5—16. — Übersicht über den Abbau der Spinndrüsen. Die Abb. 5—11 stellen die Verhältnisse im Hinterabschnitt, 12—16 diejenigen des Vorderabschnittes dar. Vergrösserung 600 ×. Zu den Abb. 5—8 und 10 wurde jeweils die Drüsenzelle in 150 facher Vergrösserung skizziert, aus der die Detailzeichnung stammt. Der betreffende Ausschnitt ist jeweils eingerahmt. — 5, Larve. — 6, Phase C—D. — 7, Phase E—F. — 8, Phase G—H. — 9, Puppe 1. Tag. — 10, Puppe 3—4 Tage alt. — 11, Puppe 5—6 Tage alt. — 12, Larve. — 13, Phase C—D. — 14, Phase G—H. — 15, Puppe 1. Tag. — 16, Puppe 5—6 Tage alt. — Bm, Basalmembran. — Fu, Furchen im Plasma des Vorderabschnittes in der 1 tägigen Puppe. — In, Intima. — Ke, Kern. — Ku, Kugel. — L, Lumen. — Nu, Nucleolen. — Pl. hy, hyalines Plasma. — Pl. sch., Plasmaschollen. — Str, Streifenstruktur der Intima des Vorderabschnittes. — Zg, Zellgrenze.



15



16

und liegen in Häufchen zusammen, die durch schmale Zwischenräume getrennt werden. Ein dünner basaler Streifen bleibt von der Granulation noch verschont, ebenfalls ein Streifen über der Intima. Am stärksten ist die Häufchenbildung in der Mitte und gegen die Basalmembran. Der Kerninhalt hat sich zusammengeballt. Durch die Feulgen'sche Nuclealreaktion konnten die Kernzusammenballungen als Thymonucleine erkannt werden. Die Nucleolen lassen sich nicht mehr erkennen.

Vorderabschnitt (Abb. 13) : Auch das Plasma des Vorderabschnittes ist granuliert, die Granula sind aber viel kleiner als die des Hinterabschnittes und in der Zelle gleichmässig verteilt. Die breite Intima hat ihre Streifenstruktur verloren und ist homogen. Über der Intima bilden sich Vacuolen, die wie Arkaden ins Zellinnere hineinragen. Der Zellkern ist nicht verändert.

Vitalfärbung : Die vitalgefärbte Drüse zeigt eine feine Körnung, die besonders in der Mitte der Zelle lokalisiert ist. Die Kerne des Hinterabschnittes sind gequollen, in ihrem Lumen liegen grosse kugelförmige Körper, die vermutlich mit dem zusammengeballten Kerninhalt der Schnittpräparate identisch sind.

Phase E—F

Hinterabschnitt (Abb. 7) : Die Drüsenzellen sind um das Doppelte ihrer ursprünglichen Dicke gequollen, dadurch ist das Drüsenlumen enger geworden. Im Innern der einzelnen Zellen haben sich die granulösen Plasmaanhäufungen zu Schollen geballt, in der Mitte der

Zelle ist diese Bildung am stärksten. Die Schollen nehmen vom Lumen gegen die Basalmembran an Grösse zu und ihre Form ist sehr variabel. Zwischen den einzelnen Schollen liegen noch viele Granula verteilt. Unter der Basalmembran ist eine schmale, homogen granulierte Zone, eine ebensolche, aber breitere Zone liegt über der Intima. In dieser Phase sieht man zum ersten Male deutlich die Zellgrenzen.

Auch die Kerne sind stark geschwollen. Ihr Inhalt hat sich stark zusammengeballt und liegt in Fetzen im Kernlumen verteilt.

Vorderabschnitt: Im Vorderabschnitt sind ausser einer starken Quellung keine Veränderungen eingetreten.

Vitalfärbung: Auch die lebende Drüse hat stark an Umfang zugenommen, ihr Inhalt ist von Körnchen durchsetzt, die sich durch « Visba-Grün » färben lassen. In den Kernen des Hinterabschnittes hat sich der Inhalt zu unregelmässigen Stücken zusammengeballt.

Phase G—H

Hinterabschnitt (Abb. 8): Die Drüse ist noch stärker gequollen. Die Schollen haben sich abgerundet und sind gegen ihre Umgebung scharf abgegrenzt. Im mittleren Zellabschnitt ist die Struktur der Schollen dichter, was an der Färbungsintensität zu erkennen ist. Auch an der Zone unter der Basalmembran hat Schollenbildung eingesetzt.

In der homogenen Zone über der Intima treten ganz vereinzelt verschieden grosse, dunkelgefärbte Kugeln auf, die von einer Vacuole umgeben werden. Der Kern ist im allgemeinen kleiner und elliptisch.

Vorderabschnitt (Abb. 14): Die Dicke der Drüsenzelle hat sich durch die Quellungsprozesse beinahe verdoppelt. Basalwärts ist das Zellplasma homogen granuliert, lumenwärts dagegen zu Häufchen zusammengeballt. Die Granula sind feiner als die des Hinterabschnittes. Die Vacuolen, die über der Intima liegen, haben sich vergrössert und reichen zuweilen bis an den Kern. Ein granulierter Saum hat sich zwischen die Intima und die Vacuolenschicht eingeschoben. Der Kern ist gewaltig gequollen, sein Inhalt ist zusammengeballt. Wie Inseln liegen die Reste des Kerninhaltes im Kernraum verteilt.

Puppe 1. Tag

Hinterabschnitt (Abb. 9, 17, 18): Die Drüse ist der Länge nach geschrumpft, dadurch entstehen teilweise Einbuchtungen der Basalmembran, die ihrerseits auch gequollen ist. Die Zellgrenzen treten nun sehr deutlich hervor. Die Drüse ist so stark gequollen, dass dadurch das Lumen fast verschwindet. Ganz vereinzelt finden sich noch kleine Sekretrestchen im Lumen. Der ganze lumenwärts gerichtete Teil der Drüse ist jetzt von Kugeln gefüllt. Diese Kugeln haben verschiedene Grössen und Farben und ihre Gestalt kann zuweilen

ein wenig von der Kugelgestalt abweichen. Häufig ist darin ein Inhalt zu erkennen. Teils ist er blasig, teils körnig, oder es sind Stäbchen zu erkennen, die entweder rosettenförmig in der Mitte der Kugel angeordnet oder verteilt sind. Zwischen den einzelnen Kugeln liegt eine hyaline Masse. Zum Teil ist die Intima durchbrochen und die Kugeln sind ins Lumen gewandert. Das Plasma des proximalen Drüsenabschnittes hat sich nur wenig verändert. Zwischen den Schollen liegen hie und da kleine, dunkelgefärbte Kugeln. Im Kern sind die Chromatinzusammenballungen nicht mehr vorhanden. Der Kerninhalt scheint sich in eine körnige Masse aufgelöst zu haben (Abb. 17).

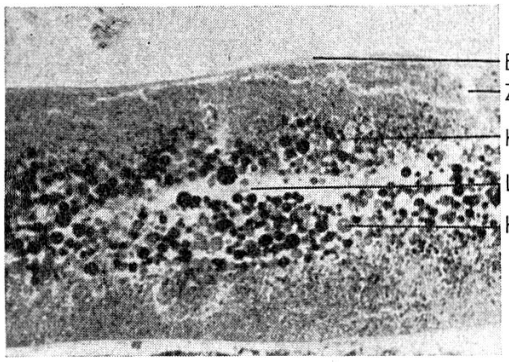


Abb. 17. — Teil aus dem Hinterabschnitt einer Spinndrüse einer 1 tägigen Puppe (Microphoto, Vergr. 100 ×).

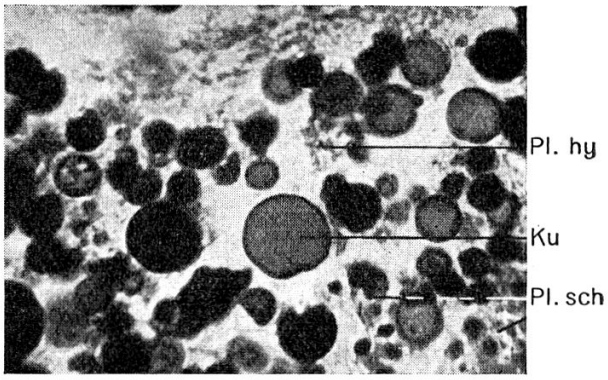


Abb. 18. — Ausschnitt aus derselben Drüse wie Abb. 17 (Microphoto, Vergr. 800 ×). Bezeichnungen wie Abb. 5—16.

Vorderabschnitt (Abb. 15): Das Lumen ist verschwunden. Der Kern zeigt keine deutlichen Grenzen mehr, er hat sich zu homogengranulierten Bezirken im Plasma ausgebreitet. Das Innere der Drüse hat sich zerklüftet und bildet helle Spalten. Das Plasma ist erneut homogen gekörnt und hat seine Häufchenstruktur verloren. Die Kernbezirke sind nur an ihrer dichteren Granulation des Plasmas zu unterscheiden. Nur die caudalen Zellen des Vorderabschnittes sind in dieser Phase in ihrer ganzen Breite von Kugeln besetzt. In Abb. 15 sind vier Zellen gezeichnet, die leicht an ihren dichter gekörnten Kernbezirken zu erkennen sind. Hier sind die beiden caudalen Zellen stark mit Kugeln besetzt, während die cephalen noch wenige oder gar keine Kugeln enthalten. Vorerst finden wir nur im Plasma Kugeln; erst später dringen sie auch in die Kernbezirke ein.

Vitalfärbung: Die Drüse ist geschrumpft und im Hinterabschnitt sind die Zellgrenzen als Einschnürungen sehr gut sichtbar. Das Lumen ist sehr eng und nur ganz selten lassen sich Sekretrestchen feststellen. Das Plasma sieht einheitlich gekörnt aus. Kerne sind nicht mehr sichtbar.

Im Vorderabschnitt ist das Lumen verschwunden. Die Kerne erscheinen als grosse, diffuse Bezirke. Um sie herum sieht man im caudalen Teil des Vorderabschnittes die oben beschriebenen Kugeln.

Puppe 3—4 Tage alt

Hinterabschnitt (Abb. 10): Durch die Schrumpfung der Drüse sind in der Gegend der Zellgrenzen tiefe Einschnürungen der Basalmembran entstanden. Die Kugeln haben sich auf den grössten Teil der Drüse ausgedehnt, nur lumenwärts finden wir noch vereinzelt Plasmaschollen. Im basalen Zellabschnitt ist das Plasma völlig aufgelöst und kleine hyaline Restchen liegen zwischen den Kugeln. Die Intima ist nur noch bruchstückweise vorhanden und die Lumengegend ist von Kugeln gefüllt, die die Intima durchstossen haben. Die letzten Seidenreste sind verschwunden. Vorerst sind im Kerninnern noch keine Kugeln anzutreffen. Am 4. Puppentage jedoch löst sich die Basalmembran auf und die Kugeln scheinen in den Kernraum einzudringen.

Vitalfärbung: Die Drüse lässt sich nur noch bruchstückweise herauspräparieren. An ihren Bruchstücken können keine Details mehr erkannt werden.

Puppe 5—6 Tage alt

Hinterabschnitt (Abb. 11): Die Spinndrüsen sind am Körper nur noch als Bruchstücke vorhanden und sind sehr stark geschrumpft. Die Kugeln sind vor allem im ehemaligen Lumen lokalisiert und liegen dort dicht beieinander. Das Plasma ist zu einer hyalinen Masse geworden, in der noch einige wenige Kugeln liegen. Die Zellgrenzen sind nicht mehr zu erkennen, ebenso sind die Kerne verschwunden. Die Basalmembran ist zum Teil durchbrochen. Der Fettkörper legt sich dicht an die Drüse an und kleine Teile von ihm haben bereits den Platz des ehemaligen Plasmas eingenommen. Die Intima ist aufgelöst.

Vorderabschnitt (Abb. 16): Die Kugelbildung hat den ganzen Vorderabschnitt ergriffen. Im Drüseninnern liegen Felder, die noch im Zerfall begriffen sind. Wir erkennen Kugeln, die Restchen von Plasma umgeben und Reste von Kernen, die ebenfalls von Kugeln angegriffen werden. Auch hier ist das zerfallene Plasma hyalin. Wie im Hinterabschnitt ist die Basalmembran zum Teil durchbrochen und der Fettkörper schiebt sich auch hier durch die vom Abbau entstandenen leeren Stellen ein.

Zusammenfassung

Die Spinndrüsen von *Hydropsyche* sind lange, paarige Schläuche, die mehrmals im Abdomen in Schlingen gelegt sind. Sie bestehen aus zwei deutlich getrennten Abschnitten, eine breitere produktive und eine dünnere konduktive Zone. In der Art und Weise ihres Abbaues nehmen die Spinndrüsen eine Sonderstellung gegenüber den hier beschriebenen Organen ein, bei der, wie wir noch sehen werden, auf die Autolyse stets Phagocytose folgt. Die Autolyse der Spinndrüsen beginnt in der Phase C, also im Moment, wo sich das Tier in das Puppengehäuse eingeschlossen hat. Scheinbar zerfallen sie in gleichmässigem Tempo, ihre letzten Reste sind in der sechs Tage alten Puppe noch zu finden.

Nachdem sich das Zellplasma zu Schollen zusammengeballt hat, treten im Hinterabschnitt grosse Kugeln auf, die von einer Vacuole umgeben sind. Sie erscheinen in der Intimagegend vorerst ganz vereinzelt, rasch nimmt aber ihre Zahl zu und in der jungen Puppe ist die ganze Drüse davon erfüllt. Im Hinterabschnitt schreitet die Kugelbildung von der Intimagegend auf die Basalmembran zu. Es wird die ganze Länge der produktiven Zone gleichzeitig von diesem Prozess erfasst. Im Vorderabschnitt bilden sich die Kugeln vorerst nur in den caudalen Zellen und nach und nach auch in den vorderen. Hier erfolgt die Bildung nicht von der Intima her auf die Basalmembran zu, sondern die Zelle wird in ihrer ganzen Breite davon ergriffen. Diese Kugeln scheinen ein Zerfallsprodukt des Plasmas zu sein. Um ihren wahren Charakter zu bestimmen, sollte der Abbau der Spinndrüsen histochemisch untersucht werden.

Über die Spinndrüsen der Trichopteren besteht eine reiche Literatur. Die meisten Arbeiten befassen sich mit der Seidensekretion und mit der Cytologie der larvalen Drüse. Alle diese Untersuchungen wurden von LESPÉRON (1937) zusammengestellt. Den Abbau der Spinndrüsen von *Analbolia furcata* McL. beschrieb LUCAS (1893). Er sagt, dass die Larve in den Kokons den grössten Teil ihrer Seide verbraucht. Infolgedessen schrumpfen die Drüsen zusammen und werden kürzer. In der Puppe beobachtete LUCAS zahlreiche Phagocyten, die in die Spinndrüse eindringen. Sie werden als kernartige Gebilde dargestellt. Die von LUCAS, wohl unter dem Einfluss der WEISMANN'schen Körnchenkugeln bei *Musca* als Phagocyten bezeichneten Gebilde sind wahrscheinlich identisch mit den hier beschriebenen Kugeln. MARSHALL und VORHIES (1906) beschrieben die Cytologie der Spinndrüsen von *Platyphylax designatus* Walker *(Phryganeiden)*. Eine Abbildung zeigt einen Schnitt durch die Drüse einer jungen Puppe. Die beiden Autoren erkannten die Kugeln mit ihren Vacuolen und sagen, dass das Cytoplasma erfüllt ist von Kügelchen von verschiedenem Aussehen. An der Innenhälfte

sei sie am grössten, an der Aussenhälfte am kleinsten. Dies lässt uns vermuten, dass der Abbau der Spinndrüsen, begleitet vom Auftreten dieser Kugeln, für die Trichopteren charakteristisch ist.

GLASGOW (1937) sagt, dass *Hydropsyche colonica* McL. beim Bau des Puppengehäuses ihre ganze Seide verbrauche. In der Vorpuppe seien die Spinndrüsen stark geschrumpft. Bei unsern *Hydropsyche*-Arten trifft das nicht zu, denn die Spinndrüsen enthalten in der Phase C noch sehr viel Seide und schrumpfen erst in der Puppe. Im Gegenteil, in der Vorpuppe quellen sie noch sehr stark auf.

Nach der Beschreibung von GLASGOW und der von MC. LACHLAN (1873) weicht *Hydropsyche colonica* nicht stark von unseren *Hydropsyche*-Arten ab. Bis jetzt wurden bei andern Insekten beim Abbau der Spinndrüsen immer Phagocytose beobachtet. Bei Musciden werden die Spinndrüsen phagocytiert. Nach KOWALEWSKY (1887), VAN REES (1888), PERÉZ (1910) und bei Formiciden (PERÉZ, 1903) dringen die Phagocyten ins Drüsengewebe ein, um es aufzunehmen. Bei Coleopteren (POYARKOFF, 1910) und gewissen Lepidopteren (HUFNAGEL, 1918) tritt Kugelzerfall auf mit nachfolgender Phagocytose. Die Spinndrüsen von *Bombyx mori* sind denen der Trichopteren sehr ähnlich. Ein Vergleich der beiden Drüsen in ihrem Abbau wäre sehr interessant ; meines Wissens existiert nur eine Untersuchung von HELM (1876), der ein einfaches Auflösen des Spinndrüsengewebes beschrieb.

2. Überblick über den Bau der Nachschieber und ihres Verhaltens während der Metamorphose

Von den verschiedenen Autoren wurde dieses Organ nicht immer gleich bezeichnet. ULMER (1903) nannte sie Nachschieber, SILTALA (1905) Festhalter, und NIELSEN (1942) Analfüsse. Ich möchte mich an die Bezeichnung von ULMER halten.

Phase A. — Larvaler Zustand (Abb. 19)

Der Nachschieber von *Hydropsyche* ist ein paariges zweigliedriges Organ, die Fortsetzung des 10. Abdominalsegmentes. Das erste Glied ist ca. 1 mm lang und 0,3 mm breit. Die Wand des Afters läuft in einen weichhäutigen Wulst aus, der die nach innen gerichtete laterale Basis des Nachschiebers bildet und den ich als *Lateralwulst* bezeichnen möchte. Das distale Ende des ersten Gliedes ist zu einer Gelenkpfanne ausgebuchtet und trägt dorsal ein fächerförmiges Borstenbüschel, das fast so lang ist wie der ganze Nachschieber. Das zweite Glied ist kurz und mit dem ersten gelenkig verbunden ; ventral besitzt er eine grosse starke Klaue. Der Chitinpanzer des Nachschiebers ist nicht sehr dick, aber reich beborstet. Das ganze Organ

ist wenig beweglich, obgleich es eine reiche Muskulatur besitzt. Die Larve kann es heben, senken, seitwärts bewegen ; eine Bewegung des zweiten Gliedes konnte ich nur selten beobachten. Versucht man ein Tier, das sich im Netz mittels der Haken der zweiten Nachschieberglieder eingehakt hat, herauszuziehen, so lässt es nicht los, eher zerreisst das Abdomen. Die Nachschieber werden auch als Stützorgan bei der Gehbewegung gebraucht.

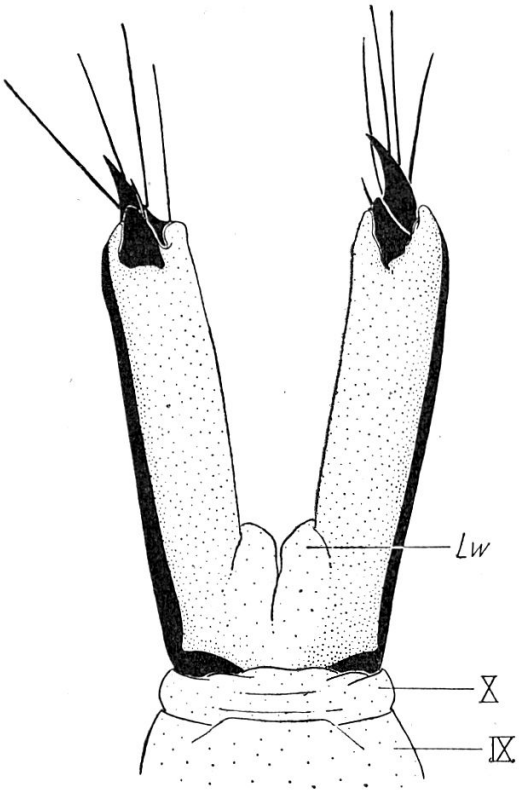


Abb. 19. — Nachschieber einer Larve von *Hydropsyche*, Ventralansicht. — Lw, Lateralwulst. — IX, X, 9. und 10. Abdominalsegment.

Im Schema (Abb. 20) erkennt man, dass der Nachschieber von einer Hypodermis ausgekleidet ist, einem dünnen Epithel ohne sichtbare Zellgrenzen. Im Gegensatz zur Abdomenhypodermis ist sie unpigmentiert. Gegen das distale Ende des ersten Nachschiebergliedes finden wir eine Reihe grosser trichogener Zellen, aus denen das fächerförmige Borstenbüschel entstanden ist. Zwei starke Muskelbündel durchziehen das ganze Organ. Sie inserieren am zweiten Glied. An der Basis der Klaue inserieren zwei weitere Muskelbündel, sie haben ihren Ursprung in der seitlichen Nachschieberwand. Das erste Glied wird von drei Muskelsträngen diagonal durchsetzt. Durch dasselbe Glied zieht eine Trachee. Der übrige Raum ist mit Haemolymphe erfüllt, in der wenige Blutzellen schwimmen, deren Zahl jedoch während der Metamorphose beträchtlich zunimmt. Die freien Blutzellen sind 3-4 μ gross, rund oder spindelförmig, mit grossen Kernen.

Folgende Muskeln sind für die Bewegung der Nachschieber verantwortlich (Abb. 20) :

Dorsaler Nachschiebermuskel (dors. N. m.) : Insertion am 2. Nachschieberglied dorsal, durchzieht das ganze Organ und das 10. Abdominalsegment. Ursprung an der cephalen Segmentgrenze des 10. Abdominalsegmentes ventral.
Wirkung : Heben des Nachschiebers.

Ventraler Nachschiebermuskel (ventr. N. m.) : Insertion am 2. Nachschieberglied ventral, durchzieht ebenfalls das ganze Organ und das 10. Abdominalsegment.

Ursprung : cephale Grenze des 10. Abdominalsegmentes dorsal. Wirkung : Senken des Nachschiebers.

2 laterale Nachschiebermuskeln (lat. N. m. 1, 2) : Insertion an der Klauenbasis. Ursprung auf der Höhe des Lateralwulstes ventral. Wirkung : Bewegung des 2. Gliedes, d. h. der Klaue.

1. diagonaler Nachschiebermuskel (diag. N. m. 1) : Insertion : Halbe Länge der nach aussen gerichteten lateralen Wand, durchzieht das Organ diagonal, verläuft unter den lateralen Nachschiebermuskeln und dem dorsalen Muskel, über dem ventralen Nachschiebermuskel. Ursprung : Basis des Lateralwulstes.

2. und 3. diagonaler Nachschiebermuskel (diag. N. m. 2, 3) : Insertion : wenig unterhalb der halben Länge der nach aussen gelegenen lateralen Wand des 1. Gliedes, durchzieht das Organ diagonal. Verlauf : *2. diagonaler* Muskel, über laterale und dorsale Muskeln, unter ventralem Muskel. Ursprung : Basis des Lateralwulstes ventral. *3. diagonaler* Muskel. Verlauf : Über alle Muskeln. Ursprung : Basis des Lateralwulstes dorsal. Wirkung aller diagonalen Muskeln : seitliche Bewegung des Nachschiebers.

Phase D

Die ersten Veränderungen während der Metamorphose des Nachschiebers treten erst in der Phase D auf. Die Hypodermis ist verdickt und die Muskulatur zeigt als erste Zerfallserscheinung eine Auflockerung der Muskelfasern. Die Abbauvorgänge laufen distal-proximal ab. Zuerst werden die dorsalen, ventralen und lateralen Nachschiebermuskeln davon erfasst. Die Muskeln des distalen Nachschieberabschnittes werden viel rascher abgebaut als diejenigen des mittleren und proximalen Teiles. Im ganzen Nachschieberlumen sind zahlreiche Leukozyten eingewandert. Bei starker Reizung des Organes vermag es die Vorpuppe noch zu bewegen.

Phase E

Am ganzen Vorpuppenkörper hebt sich die Hypodermis von der Cuticula durch Einsinken in die Tiefe ab. Der Hypodermisabschnitt des zweiten Nachschiebergliedes macht einen komplizierteren Metamorphoseprozess durch, denn dieses Glied ist bei der Puppe nicht mehr vorhanden. Die Hypodermis des zweiten Gliedes beginnt sich einzubuchten. Die distalen Muskeln sind weitgehend abgebaut, ihr Sarkolemm löst sich auf und Phagocyten dringen in ihre kontraktile Substanz ein. Die Muskeln der distalen Partie sind geschrumpft, während die basalen noch larval sind.

Phase F (Abb. 21)

Die Hypodermis hat eine Cuticula abgeschieden und die trichogenen Zellen tragen neue Haare, jedoch fehlt jetzt vollkommen das lange Borstenbüschel. Das zweite Nachschieberglied ist leer, da sich seine Hypodermis völlig ins erste Glied zurückgezogen hat. Sie bildet eine tiefe Einbuchtung, sodass die Form des zukünftigen Puppennachschiebers schon gegeben ist. Die distalen Muskeln sind bis auf kleine Zerfallsherde völlig abgebaut. Die dorsalen und ventralen Muskeln sind gegen das zweite Glied zu zerfallen, im mittleren Abschnitt geschrumpft und proximal beginnt ihr Abbau erst.

Phase G

Die Hypodermis des Lateralwulstes macht den gleichen Prozess durch wie die des 2. Nachschiebergliedes in der Phase D. Hier zieht sie sich aus dem Lateralwulst zurück, der nun, wie vorher das zweite Glied des Nachschiebers, leer geworden ist ; später ist dieser Wulst nur noch als schwache Einbuchtung zu erkennen.

In der mittleren Nachschieberpartie ist das Sarkolemm der Muskeln verschwunden und Phagocyten dringen in die kontraktile Substanz ein.

Phase H (Abb. 22)

Unter der Larvencuticula hat sich der Puppennachschieber völlig gebildet. Sein Lumen ist ziemlich leer. Hie und da sind im Innern noch Reste zerfallener Muskulatur anzutreffen. Neben jedem dieser Reste liegt eine grosse chromatinreiche Muskelzelle, die sich mit Plasma umgeben hat. Vorerst bildet sich noch sehr wenig Plasma, sofort wird es jedoch von Leukocyten umgeben. Im ganzen Nachschieberlumen schwimmen sehr viele vollgepfropfte Phagocyten herum.

Puppe 1. Tag (Abb. 23)

Der Puppennachschieber ist nur eingliedrig. Er hat die gleiche Grösse wie das erste Glied des Larvennachschiebers, sein Ende ist stärker eingebuchtet. Die fächerformig angeordneten Borsten sind verschwunden, das ventrale Ende trägt dagegen eine Anzahl langer Borsten. Überhaupt ist die Beborstung dieses Körperanhanges schwächer als bei der Larve.

Der Puppennachschieber ist nur ein Anhängsel, das frühzeitig abgebaut wird. Schon am 3. Puppentag ist es nur noch eine Chitinhülle, an deren Basis ein kurzer Retraktionsstummel hineinragt.

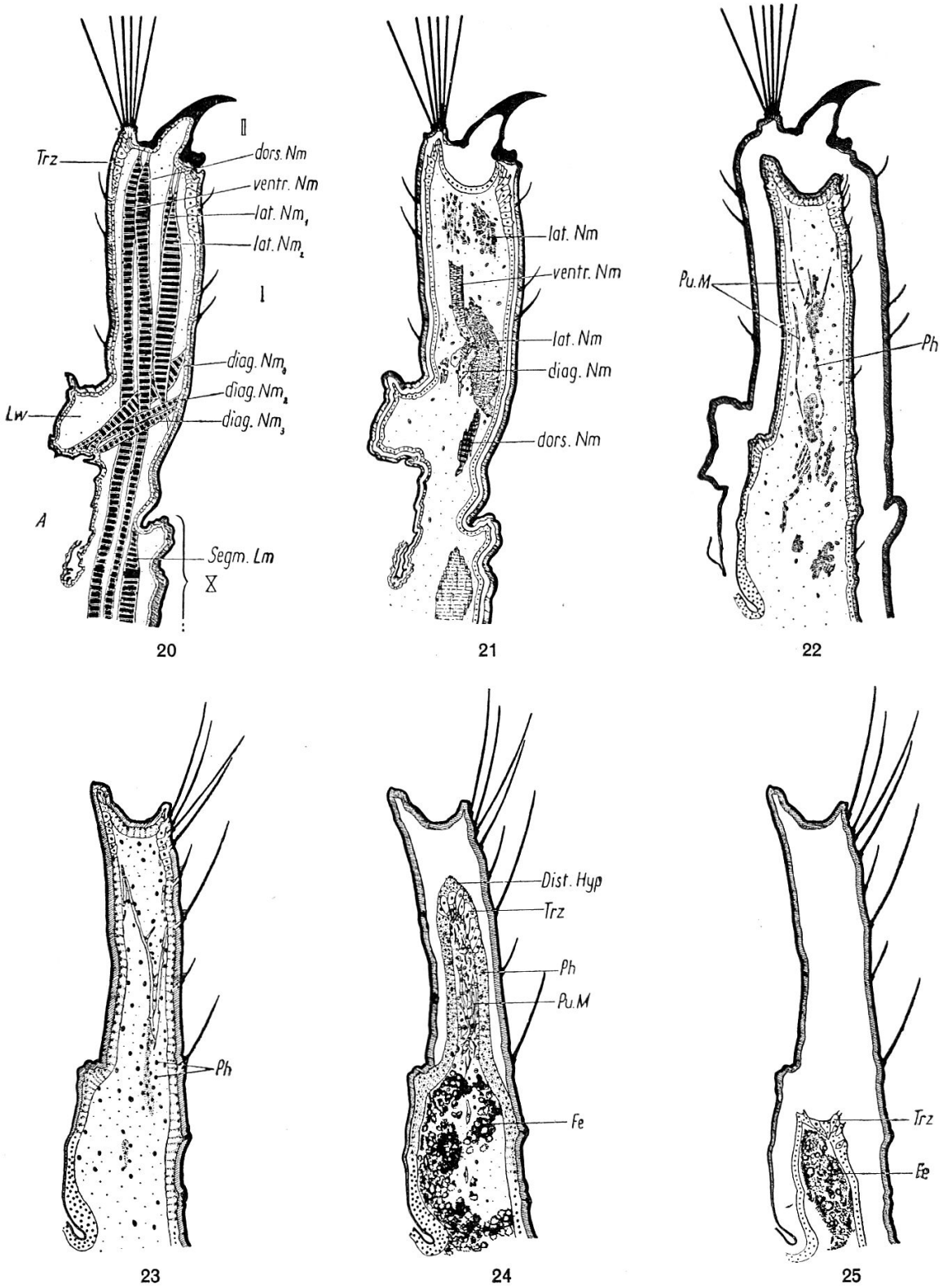


Abb. 20—25. — Übersicht über die Metamorphose des Nachschiebers (halbschematisch). — 20, Larve. — 21, Vorpuppe Phase F. — 22, Phase H. — 23, Puppe 1. Tag. — 24, Puppe 2. Tag. — 25, Puppe 5 Tage alt, Retraktionsstummel, der distale Hypodermisabschnitt bildet eine Eindellung. — diag. Nm 1—3, diagonale Nachschiebermuskeln. — dors. Nm, dorsaler Nachschiebermuskel. — lat. Nm 1—2, laterale Nachschiebermuskeln. — Segm. Lm, Längsmuskel des 10. Abdominalsegmentes. — ventr. Nm, ventraler Nachschiebermuskel. — A., After. — Dist. Hyp, distaler Hypodermisabschnitt. — Fe, Fettkörper. — Lw, Lateralwulst. — Ph, Phagocyten. — Pu. M, Puppenmuskulatur. — Trz, grosse trichogene Zellen (Vergr. 50 ×).

Kurz nach der Häutung zeigt der Nachschieber nur geringe Veränderungen gegenüber der Vorpuppe der Phase H. Wir finden immer noch kleine Restchen von Muskulatur und daneben die neugebildeten Muskelstränge, die sofort von Leukocyten umlagert werden.

Im Verlauf des ersten Puppentages wachsen die jungen Muskelstränge zu einem richtigen Netz aus, das an verschiedenen Stellen am Integument inseriert. Das Ausmass der Netzbildung ist individuell sehr verschieden. Bei gewissen Tieren finden wir nur wenige Muskelstränge, bei andern dagegen ein beträchtliches Muskelnetz. Zwischen den neuen Muskeln sind in der proximalen Region noch verschiedene Abbauherde der Larvenmuskulatur zu finden.

Puppe 2. Tag (Abb. 24)

18 Stunden nach dem Schlüpfen der Puppe löst sich die Hypodermis des Nachschiebers von der Puppencuticula los, sie nimmt beträchtlich an Dicke zu.

Am 2. Puppentag wird der Inhalt retrahiert, und zwar dauert dieser Vorgang nur wenige Stunden. Der Inhalt schrumpft distal-proximal zusammen und auch seitlich, sodass nur noch ein dünner Zapfen, dessen distales Ende Kappenform besitzt, durch das Chitin durchschimmert. Im Innern ist die Hypodermis gewaltig angeschwollen, ein Teil von ihr zerfällt. Ein kleiner Bezirk oberhalb der Nachschieberbasis und das distale Ende bleiben vom Abbau verschont . Die periphere Zone der Hypodermis bleibt bis zum Ende der Retraktion intakt, wodurch verhindert wird, dass Zerfallsprodukte in den mit Flüssigkeit gefüllten Aussenraum des Nachschiebers fallen. Die zerfallenen Hypodermiszellen und die Muskeln werden phagocytiert.

Puppe 3. Tag

Den Abschluss des Nachschieberabbaues bildet ein kurzer Retraktionsstummel, eine kleine Vorwölbung, die aus dem 10. Abdominalsegment herausragt. Vorerst ist dieser Retraktionsstummel noch langgezogen, er verkürzt sich aber im Laufe der Puppenzeit (Abb. 25). Im Innern des Retraktionsstummels erkennen wir noch ein Stück Nachschieberhypodermis, das distale Ende, das noch sehr dick ist. Es hat aber keine Kappenform mehr wie am Vortag, sondern die distale Einbuchtung ist wieder vorhanden, nur viel schwächer. Einige Borsten und eine neue Cuticula sind gebildet worden. Muskeln und Phagocyten sind völlig verschwunden, an ihre Stelle hat sich ein Lappen des Fettkörpers eingeschoben. Hier handelt es sich nicht um eine Neubildung von Fett, sondern es sind Teile des Fettkörpers des 9. und 10. Abdominalsegmentes, die sich ausgebreitet haben.

Wir finden hier also minimale Differenzierungsleistungen des polaren Ectoderms. Mesoderm und übriges Ectoderm sind völlig passiv geworden. Die Chitinhülle ist während der ganzen Puppenzeit mit Flüssigkeit gefüllt.

Die Imago

Die Imago besitzt an ihrem Hinterende beim Weibchen besonders gut zu erkennende Anhängsel. Es sind die Retraktionsstummel des Puppennachschiebers. Ältere Autoren, wie ULMER (1903), SILTALA (1905) bezeichneten sie als Cerci. Diese Retraktionsstummel besitzen die gleiche Form wie die der Puppe mit der distalen Eindellung. Auch die jetzt kleiner gewordenen trichogenen Zellen sind noch zu erkennen.

3. Histologie des Nachschieberabbaues

Nachdem der Umbau des Nachschiebers im Hauptverlauf geschildert worden ist, soll nun hier die Histologie des Abbaus der einzelnen Gewebe nach derselben Phaseneinteilung behandelt werden.

a) *Die Muskulatur*

Phase A

Die Muskeln von *Hydropsyche* haben die für die Insekten typische Struktur mit deutlicher Querstreifung. Ein Muskelstrang ist beidseitig von einem dünnen Sarkoplasmasaum umgeben, dem das Sarkolemm anliegt. Die fibrilläre Struktur der kontraktilen Substanz tritt deutlich hervor. Die Muskeln sind reich an Kernen, die zum grössten Teil dicht untereinander in Reihen oder in grösseren Abständen randständig im Sarkoplasma liegen. Hie und da finden sich auch im Muskelinnern eine Reihe solcher Kerne, die eine Grösse von 3—4 μ haben. Ganz vereinzelt sind grosse chromatinreiche Kerne zu sehen, die eine Grösse von 10 μ erreichen können.

Phase D

Im folgenden wird der Abbau der Muskeln der mittleren Nachschieberpartie beschrieben. Das erste Anzeichen des Muskelabbaues in der Metamorphose des Nachschiebers ist eine Lockerung der kontraktilen Substanz. Die einzelnen Muskelfasern heben sich deutlich ab und liegen zum Teil getrennt nebeneinander. Durch diese Auflockerung wird die Querstreifung unterbrochen ; auch sind die Anisotropen- und Isotropen-Streifen verwischt, sodass nur die Z-Streifen deutlich sind. Die Fibrillenstruktur ist viel stärker

hervorgehoben als im intakten Muskel. Zu dieser Zeit hat die Blutzelleninvasion im Nachschieber bereits angefangen und die Leukozyten haben sich an das Sarkolemm angelegt, ohne sie jedoch anzugreifen.

Phase E

Der Muskelstrang ist leicht geschrumpft, sodass das Sarkolemm eine wellige Form angenommen hat. Durch die Schrumpfung ist die Zerfaserung der Muskeln nicht mehr ersichtlich und die kontraktile Substanz ist zu einer kompakten Masse geworden (Abb. 21). Die Zahl der Leukozyten, die am Sarkolemm anliegen, hat sich merklich vermehrt.

Phase F

Der Muskel hat sich verfärbt. Während in den frühen Stadien die kontraktile Substanz durch das Lichtgrün der Prenantfärbung gefärbt wurde, wird jetzt dieser Farbstoff nicht mehr angenommen. Die Muskelsubstanz färbt sich mit Haematoxylin und hat jetzt die gleiche Farbe wie die Kerne, jedoch blasser als diese. Das Sarkolemm ist aufgelöst, trotzdem behält der Rand der kontraktilen Substanz seine gefaltete Form bei. Die randständigen Kerne haben ihre Form nicht verändert und springen aus dem Muskelstrang vor.

Die Phagocyten liegen in einem gewissen Abstand vom Muskel entfernt, d. h. auch sie haben ihre Lage nach der Auflösung des Sarkolemms beibehalten.

Phase G

Der Muskel ist nun zu einer kompakten Masse zusammengeschrumpft. Die Kerne liegen in der ganzen Muskelsubstanz verteilt und degenerieren ; die granulösen Zerfallsprodukte der Kerne liegen im Plasma und verteilen sich in der kontraktilen Substanz (Abb. 26). Die chromatinreichen Kerne, die sich im Innern des larvalen Muskels befanden, haben sich losgelöst und liegen frei im Lumen neben den zerfallenden Muskeln. Sie sind mit Plasma umgeben und müssen als Myoblasten aufgefasst werden. Sofort bilden sich vom Myoblast aus distal-proximalwärts Ausläufer, sodass wir schon hier den Beginn einer neuen Puppenmuskulatur erkennen können.

Phase H

Die Phagocyten dringen in den Muskel, der sich aufgelockert hat und greifen ihn an. Zuerst werden die Sarkolyten und dann die zu Granula zerfallenden Kerne angegriffen. Die neuen Muskeln wachsen aus und werden sofort von Phagocyten umgeben. Abb. 29

zeigt uns nebeneinander zwei Phasen, einen Muskel in der Phase G (mit 1 bezeichnet) mit pyknotischen und intakten Kernen ; die kontraktile Substanz enthält schon Granula. Neben diesem Stück liegt ein Muskelfetzen in der Phase H (2), der völlig aufgelockert ist und der im Innern Phagocyten enthält. Teilweise enthalten sie Sarkolyten und Kernreste. Unter diesen Muskelpartien finden wir ein Stück Puppenmuskulatur (3), das aufgebaut wird. Die Struktur dieser Puppenmuskeln ist schon fibrillär, aber eine Querstreifung ist nicht zu erkennen. Das ganze Muskelstück ist von Phagocyten umgeben, die zum Teil noch Muskelreste in sich tragen.

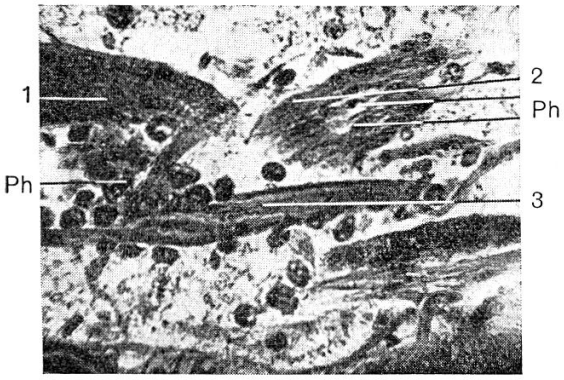


Abb. 26. — Detailansicht eines Nachschiebers in der Phase G (Microphoto, Vergr. 520 ×). — 1, Muskelpartie mit Granula. — 2, aufgelockerter Muskel, der Phagocyten enthält. — 3, In Aufbau begriffener Puppenmuskel, er ist schon mit Phagocyten flankiert. — Ph, Phagocyten.

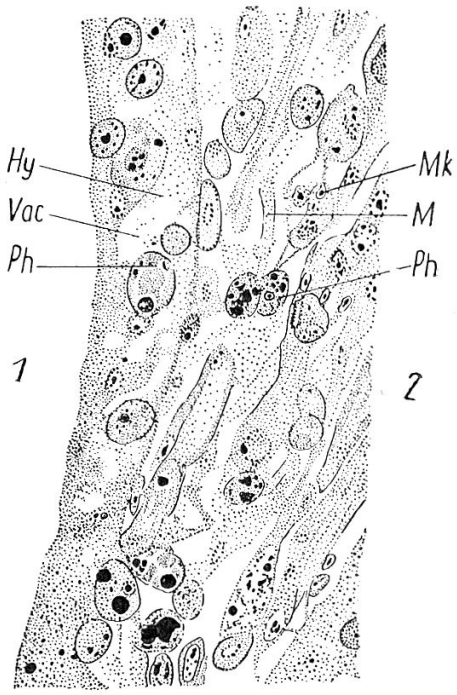


Abb. 27. — Detailansicht eines Nachschiebers einer 2 tägigen Puppe, Retraktionsphase. — 1, Zerfall der Hypodermis. — 2, Zerfall der Muskulatur. — Hy, Hypodermis. — M, Muskelpartie. — Mk, Muskelkern. — Ph. Phagocyt. — Vac, Vacuole.

Puppe 1. Tag

Die Puppenmuskeln wachsen zu einem Netz aus, sie sind reich verzweigt, an jeder Verzweigungsstelle liegt ein kleiner Kern (Abb. 23). Die Muskeln inserieren an der Hypodermis. Das ganze Netz ist von Blutzellen umgeben.

Puppe 2. Tag

Durch die Schrumpfung des Nachschieberinhaltes hat sich das Lumen stark verengt und das Muskelnetz wird dicht zusammengepresst. Die Muskelstränge nehmen eine blasse Färbung an und

die fibrilläre Struktur verschwindet. Die Blutzellen, die das Netz umgeben haben, greifen die Muskelstränge an, die in Auflösung begriffen sind (Abb. 27). Zum Teil werden die Kerne frei und zerfallen im Lumen zu Granula, andere Kerne zerfallen in den Muskelsträngen selbst.

b) *Die Hypodermis*

Phase A

Die Hypodermis bildet im Nachschieber ein dünnes syncytiales Epithel von 3—4 μ Dicke. Ihr Plasma ist gleichmässig dicht gekörnt und ihre Kerne liegen in regelmässigen Abständen verteilt, sind aber abgeplattet. Das Chromatin ist auf einige randständige Körper konzentriert. In ihrem Innern ist ein Nucleolus sichtbar. Die zweischichtige Cuticula ist ziemlich dick, ca. 13 μ, wobei 10 μ auf die Endo- und 3 μ auf die Exocuticula fallen. Viele trichogene Zellen liegen in der Hypodermis, ihr spitzes Ende ist nach aussen gerichtet. Gegen das distale Ende des ersten Gliedes finden wir eine Reihe von sehr grossen trichogenen Zellen. Das fächerförmige Borstenbüschel entspringt aus einem Teil derselben (Abb. 20). Diese trichogenen Zellen können eine Grösse von über 20 μ erreichen. Der Hypodermisabschnitt, der das zweite Segment auskleidet, verhält sich während der Metamorphose anders als die übrige Nachschieberhypodermis. Er wird im folgenden als distaler Hypodermisabschnitt bezeichnet.

Phase D

Das erste Metamorphoseanzeichen der Hypodermis ist eine Dickenzunahme auf ca. 6 μ, wobei sich die Kerne abrunden. Die Hypodermis hebt sich ein wenig von der Cuticula ab und sinkt in die Tiefe, wobei Exuvialflüssigkeit abgesondert wird. Im Nachschieber finden wir keine Hautdrüsen, wohl aber vereinzelte im Abdomen. Diese Drüsen sind umgewandelte Epithelzellen und einzellig. Sie liegen ganz in der Hypodermis. Vermutlich wird die Ausscheidung von Exuvialflüssigkeit auch von den Hypodermiszellen selbst besorgt.

Der distale Hypodermisabschnitt verdickt sich so stark, dass die einzelnen Zellen sichtbar werden. Die Kerne liegen peripheriewärts. Gegen die Basalmembran hin haben sich durch die Quellungserscheinungen grosse Zwischenräume zwischen den einzelnen Zellen gebildet. Nur dünne Plasmastreifen verbinden die periphere Zone mit der Basalmembran.

Phase E

Der distale Hypodermisabschnitt hat sich aus dem zweiten Nachschieberglied ins erste zurückgezogen und bildet dort eine tiefe Einbuchtung, die die endgültige Form des Puppennachschiebers zeichnet (Abb. 21). Das zweite Glied ist leer. Der Vorgang der Einbuchtung geschieht so rasch, dass er im einzelnen nicht beobachtet werden konnte.

Phasen F-G

Die Hypodermis scheidet die Puppencuticula ab und aus den grossen trichogenen Zellen bilden sich neue Haare. Die Hypodermis des Lateralwulstes quillt wie die des distalen Hypodermisabschnittes in der Phase D auf und zieht sich in analoger Weise zurück.

Phase H

Die ganze Hypodermis ist stärker gequollen und die Zellgrenzen werden sichtbar. Der distale Hypodermisabschnitt und die Hypodermis des Lateralwulstes haben sich so stark verdickt, dass das Plasma gegen die Basalmembran hin lange Streifen bildet, zwischen denen sich grosse Zwischenräume befinden (Abb. 22).

Puppe 1. Tag

Während des ersten Puppentages wird die Hypodermis zylindrisch. Die Zellen strecken sich in die Länge, die Kerne liegen peripheriewärts. Wie es für den distalen Hypodermisabschnitt beschrieben wurde, verbinden auch hier nur noch schmale Plasmabrücken die periphere Zone mit der Basalmembran. In Abb. 23 ist dieser Zustand schematisch dargestellt worden.

Puppe 2. Tag (Abb. 27)

Achtzehn Stunden nach dem Schlüpfen löst sich die Hypodermis erneut von der Cuticula ab. Im Laufe des zweiten Puppentages wird der ganze Nachschieberinhalt zurückgezogen. Die Hypodermis hat dabei an Mächtigkeit gewaltig zugenommen, ihre Dicke beträgt jetzt 20 μ. Der distale Hypodermisabschnitt ist jetzt zusammengepresst und mehrschichtig, sodass eine Kappe gebildet wird. In diese Kappe sind die grossen trichogenen Zellen zusammengepresst worden, die dicht gedrängt neben- und übereinanderliegen. Auch die übrige Hypodermis ist durch die Schrumpfung des Inhaltes mehrschichtig geworden. Ihre Zellen zerfallen autolytisch. Durch

die starke Schwellung sind zwischen den Kernen Vacuolen entstanden, die zwischen die körnigen Zerfallsprodukte des Plasmas zu liegen kommen. Phagocyten haben an mehreren Stellen die Basalmembran durchstossen und sind ins Innere gedrungen. Sie sind meistens in den Vacuolen anzutreffen, aber auch im Plasma selber. Sie nehmen die Zerfallsprodukte der Kerne und des Plasmas auf. Wo die Basalmembran nicht durchstossen wurde, ist sie noch intakt (Abb. 27). Die Peripherie der Hypodermis ist es ebenfalls, und so können keine Zerfallsprodukte in den Aussenraum des Nachschiebers gelangen. Die ganze distale Kappe wird von den Abbauvorgängen nicht erfasst, sondern bleibt von dem ganzen eben beschriebenen Prozess verschont. Die trichogenen Zellen werden kleiner.

Puppe 3. Tag — Imago

Nach Ablauf dieser Prozesse bleibt ein Retraktionsstummel übrig. Dieser besitzt zunächst eine ziemlich dicke Hypodermis (Abb. 25) mit vielen kleinen Vacuolen. Abbauvorgänge sind nicht mehr zu beobachten. Die distale Kappe hat sich wieder ausgedehnt und es ist darin eine leichte Eindellung zu beobachten, die viel weniger ausgeprägt ist als bei dem intakten Nachschieber. Die Hypodermis scheidet eine neue Cuticula ab, aber erst zur Zeit der allgemeinen Abscheidung der imaginalen Cuticula am ganzen Körper. Die trichogenen Zellen, die beträchtlich kleiner geworden sind, scheiden neue Haare aus.

c) *Die larvo-imaginale Hypodermis des Abdomens*

Die Hypodermis des Abdomens von Hydropsyche ist larvo-imaginaler Bestimmung, ausser an den Stellen, an denen ausgesprochene larvale Organe vorkommen (Nachschieber, Teil der Büschelkiemen), oder an denen Puppenorgane vorhanden sind (laterale Lappenkiemen) und an einigen Stellen des Abdomenendes, bei denen Genitalorgane entstehen. Die Vorgänge, die sich während der Metamorphose in diesen Geweben abspielen, sollen an der Hypodermis der Lappenkiemenbasis verfolgt werden.

Von der Larve bis zum Schlüpfen der Puppe

Der Aufbau der larvalen Abdomenhypodermis ist dem der Lappenkiemen und Nachschieberhypodermis völlig analog. Die Cuticula hat eine Dicke von 13—14 μ. Die Hypodermis ist 3 μ dick, ihre Kerne sind abgeplattet, besitzen einen deutlich sichtbaren Nucleolus und ihr Chromatin ist auf wenige randständige Körner konzentriert. Im Plasma liegen eng zusammengedrängt Pigmentkörner, sodass die Hypodermisstruktur oft von ihnen verdeckt wird.

Zu Beginn der Metamorphose, in der Phase C, nimmt die Hypodermis an Dicke zu, und zwar erreicht sie eine Mächtigkeit von 6 μ. Die Kerne quellen auf und runden sich ab. Die Plasmastruktur ist in der Gegend der Basalmembran dichter als gegen aussen. Die Zahl der Pigmentkörner nimmt ab. In der Phase E löst sich die Hypodermis durch Einsinken von der Cuticula los, gleichzeitig wird Exuvialflüssigkeit zwischen Hypodermis und Cuticula abgegeben. Vereinzelt sind, wie schon oben erwähnt wurde, in der Hypodermis einzellige Hautdrüsen vorhanden, die vielleicht bei der Ausscheidung von Exuvialflüssigkeit eine Rolle spielen. Zu dieser Zeit sind die Pigmentkörner völlig verschwunden. Ihr Verlauf konnte nicht verfolgt werden.

In der Phase F scheidet die Hypodermis eine neue Cuticula ab. Sie ist vorerst schwach gewellt. In diesem Augenblick quillt die Hypodermis noch mehr auf, sodass gegen die Basis zu die Zellgrenzen sichtbar werden und zwischen den einzelnen Zellen Zwischenräume entstehen. Ein Ausstossen von Zellsubstanz konnte nicht beobachtet werden (Abb. 38).

Von der Puppe zur Imago

In der frisch geschlüpften Puppe hat die Cuticula eine Dicke von 7—8 μ. Die Hypodermis behält ihre Mächtigkeit wie in der Vorpuppe, jedoch sind die Zellgrenzen wieder unsichtbar. Gegen Ende des 1. Puppentages, 18 Stunden nach dem Schlüpfen treten nach und nach wieder Pigmentkörner auf, die sich in der Hypodermis verteilen.

Am 5. Puppentag löst sich die Hypodermis erneut von der Puppencuticula ab und am 6. Puppentag wird eine dünne imaginale Cuticula abgeschieden, die stark gewellt ist ; an ihr bilden sich viele falsche Haare. Da wo am Abdomen echte Haare vorkommen, entstehen sie aus trichogenen Zellen.

Gegen den 8. Puppentag hin nimmt die Hypodermis an Mächtigkeit ab und die Kerne werden wieder flacher.

Die Imago besitzt eine Cuticula von ca. 10 μ Dicke, ihre Hypodermis ist 3—4 μ dick. Die Kerne sind abgeplattet und die Zellgrenzen nicht sichtbar. Die Pigmentanlagerung ist so stark, dass die Hypodermisstruktur schwer zu erkennen ist.

Zusammenfassung

Der Nachschieber von *Hydropsyche* ist ein Organ, das sowohl in der Larve als auch in der Puppe und der Imago zu erkennen ist. Sein Verhalten während der Metamorphose ist auffallend. Die larvalen Muskeln werden abgebaut und aus den grossen Kernen entsteht ein neues Muskelnetz. Bevor sich aber diese Muskulatur

fertig gebildet hat tritt die Retraktion des Organs ein, und zwar in einem Zeitpunkt, wo diese Retraktion eigentlich verfrüht ist. Die Nachschiebermuskulatur nimmt einen Anlauf zur Bildung einer kurzlebigen Muskulatur.

Die Muskelfasern besitzen zwei Arten von Kernen : Kleine, mit rein larvaler, und grosse, mit larvo-pupaler Bestimmung.

Die Muskelfasern zerfallen zunächst autolytisch. Die Querstreifung bleibt aber lange erhalten. Erst wenn die Muskulatur weitgehend zerfallen und das Sarkolemm aufgelöst ist, dringen die Phagocyten, die während der ganzen Zerfallszeit dicht am Muskel lagen, in die kontraktile Substanz ein, um vorerst die Sarkolyten aufnehmen. Zuletzt zerfallen die Kerne in Granula und werden dann ebenfalls phagocytiert.

Während des Abbaus der Muskulatur, gegen Ende des Vorpuppenstadiums, werden aus dem Muskelinnern die grossen chromatinreichen Kerne mit larvo-pupaler Bestimmung frei. Sie umgeben sich mit Plasma und bilden neue Muskelstränge. Sobald ein Stück eines solchen neuen Muskels sich gebildet hat, wird er von Blutzellen flankiert, die es vorläufig nicht angreifen. In der frisch geschlüpften Puppe wachsen diese Muskelstränge zu einem Muskelnetz aus, das am Integument inseriert. Die fibrilläre Struktur dieser Muskeln ist deutlich erkennbar, jedoch ist keine Querstreifung ersichtlich. Diese Muskeln werden auch nie funktionell. Bevor sie sich in der Puppe hätten fertig bilden können, tritt die Retraktion des Nachschieberinhaltes ein. Durch die Schrumpfung dieses Inhaltes wird das Muskelnetz zusammengepresst und die einzelnen Muskelstränge werden aufgelöst. Die Phagocyten dringen in die Muskulatur ein und nehmen die Sarkolyten auf. Erst gegen Ende des Abbaues zerfallen auch die Kerne der Puppenmuskulatur. Es besteht somit eine weitgehende Übereinstimmung in den Abbauvorgängen der larvalen wie der pupalen Muskulatur.

Über die Metamorphose der Muskulatur im Insektenreich findet man eine reiche Literatur ; sie wurde von SCHMIDT (1929) und von OERTEL (1930) zusammengestellt. Die Abbauvorgänge der Muskeln laufen verschieden, entweder unter aktiver Beteiligung von Phagocyten (PÉREZ, 1910), oder rein autolytisch (BREED, 1903 ; KORN, 1943). Am häufigsten wurde ein autolytischer Zerfall mit nachfolgender Phagocytose beobachtet. Zu dieser Kategorie ist auch bei *Hydropsyche* der Muskelabbau zu rechnen.

Neue Muskeln bilden sich auf verschiedene Art und Weise. Sie können aus Myoblasten hervorgehen, die im Körper verteilt liegen und die unabhängig von der Larvenmuskulatur sind, so zum Beispiel bei *Ephesthia* (BLAUSTEIN, 1936), *Sialis* (OCHSÉ, 1944). Oder aber die Larvenmuskeln besitzen Kerne mit zweierlei Bestimmung. Bei *Psychoda* (SCHMIDT, 1929) und den Odonaten (MUNSCHEIDT, 1933) lassen sich die beiden Kernarten nicht unterscheiden, ein Teil der Muskelkerne degeneriert, die andern umgeben sich mit Plasma und bilden

neue Muskeln. Die Muskeln von *Gallerucella* (POYARKOFF, 1910) und *Hypmoneuta* (HUFNAGEL, 1918) besitzen grosse Kerne mit larvaler und kleine mit imaginaler Bestimmung. Bei *Hydropsyche* finden wir auch zwei differenzierte Kernarten. Hier sind jedoch die larvalen Kerne klein und die grossen Kerne haben pupale Bestimmung.

Im Nachschieber haben wir vier Teile der Hypodermis, die sich während der Metamorphose verschieden verhalten. 1. der grosse Hypodermisanteil, 2. der distale Hypodermisabschnitt, 3. die Auskleidung des Lateralwulstes und 4. die grossen trichogenen Zellen.

1. Der grosse Hypodermisanteil macht in der Vorpuppe eine gewöhnliche Häutung durch. Seine Zellen quellen auf, sodass die Zellgrenzen sichtbar werden. Nach der Puppenhäutung nimmt die Hypodermis noch beträchtlich an Dicke zu, sodass gegen die Basalmembran hin Zwischenräume entstehen. 18 Stunden nach der Häutung beginnt die Retraktion des Nachschieberinhaltes. Der Inhalt schrumpft zusammen, sodass die Hypodermis mehrschichtig wird. Durch die sehr starke Quellung und die autolytischen Prozesse sind in der Hypodermis sehr grosse Vacuolen entstanden, in die die granulösen Zerfallsprodukte von Plasma und Kerne gelangen. Die Phagocyten nehmen sie auf, nachdem sie die Basalmembran an verschiedenen Stellen durchstossen haben.

2. Der distale Hypodermisabschnitt macht zu Beginn der Vorpuppenphase eine Metamorphose durch, indem er stark quillt, sich ins erste Glied zurückzieht und sich einbuchtet, um dem Puppennachschieber seine Form vorzuzeichnen. Während der Retraktionsphase wird dieser Abschnitt zu einer Kappe zusammengepresst, die von den Abbauprozessen nicht erfasst wird. Nach Abschluss der Retraktion breitet er sich wieder aus und bildet den distalen Abschluss des Retraktionsstummels.

3. Die Auskleidung des Lateralwulstes macht gegen Ende der Vorpuppenphase einen ähnlichen Prozess durch wie der distale Hypodermisabschnitt. Sie zieht sich nach starker Quellung ebenfalls zurück. In der Retraktionsphase des Nachschieberinhaltes wird sie mit der übrigen Hypodermis abgebaut.

4. Die grossen trichogenen Zellen nehmen in der Vorpuppe lediglich an Grösse zu und scheiden neue Haare ab. In der Puppe lassen sie sich nicht mit dem distalen Hypodermisabschnitt zusammenpressen und am Retraktionsstummel, nachdem sie wieder an Grösse abgenommen haben, bilden sie ebenfalls neue Haare.

Die larvo-imaginale Hypodermis von *Hydropsyche* macht während der Metamorphose zwei Häutungen durch. In der Vorpuppe verdickt sie sich beträchlich und die Pigmentkörner wandern aus. Während kürzerer Zeit werden die Zellgrenzen sichtbar und gegen die Basalmembran zu entstehen zwischen den Zellen Zwischenräume. 18 Stunden nach dem Schlüpfen wandern erneut Pigmentkörner in die Hypodermis hinein. Am 5. Puppentag löst sich die Hypodermis

erneut von der Cuticula los und am 6. Tag wird die imaginale Cuticula gebildet, die stark gewellt ist. Sie bildet viele falsche Haare. Ein Ausstossen von Zellsubstanz sowie Zellteilungen konnte nicht beobachtet werden.

Meistens erfährt die Hypodermis bei den Insekten eine mehr oder weniger starke Veränderung. Bei den Dipteren wird sie phagocytiert und durch eine neue ersetzt, die in der Larve in Imaginalscheiben angelegt ist (*Calliphora*, PÉREZ 1910 ; *Drosophila*, ROBERTSON 1930). Ähnliche Verhältnisse finden wir bei *Nasonia* (TIEGS, 1922). Einige Coleopteren und Lepidopteren zeigen eine starke Quellung mit Substanzabscheidung, aber die larvale Hypodermis bleibt erhalten (*Galerucella*, POYARKOFF, 1910; *Hypomoneuta*, HUFNAGEL, 1918; *Calandra*, MURRAY and TIEGS, 1924). Dasselbe beobachtete POISSON (1924) bei Hemiptera. Diese Erscheinung wurde von POYARKOFF als « Verjüngungsprozess » bezeichnet.

Ähnlich wie bei den Trichopteren sind die Verhältnisse bei *Bombyx mori* (LESPÉRON, 1937), *Ephestia* (KÜHN und PIEPHO, 1938) und *Sialis* (OCHSÉ, 1944). In allen drei Fällen macht die Hypodermis eine gewöhnliche Häutung durch, ohne selbst zu degenerieren. Während bei *Bombyx* überhaupt keine Veränderung eintritt, quillt sie bei *Sialis* auf. Bei *Ephestia* kommt es zu einer analogen Bildung von Zwischenräumen zwischen den einzelnen Hypodermiszellen wie bei *Hydropsyche*.

Der vollständige Zerfall der Hypodermis bei einem Organ, das sich retrahiert, wurde nach meiner Kenntnis zum ersten Male bei *Sialis* (OCHSÉ, 1944) beschrieben. Die Vorgänge des Abbaues der Kiemenhypodermis weichen in mehreren Funktionen von denen der Nachschieberhypodermis von *Hydropsyche* ab. In beiden Fällen wird die Retraktion durch eine Quellung der Hypodermis und der Ablösung von der Cuticula eingeleitet. Bei *Sialis* kommt es nicht zur starken Vacuolenbildung wie bei *Hydropsyche*. Die trichogenen Zellen von *Sialis* zerfallen zu Klumpen und die Basalmembran wird undicht ; durch die Kontraktion des Kiemeninhaltes wird die Unterhaut zusammengepresst und ein grosser Teil der Zellen zerfällt. Die Zerfallsprodukte dieser Zellen fallen in das Kiemenlumen, wo sie phagocytiert werden. Eine aktive Phagocytose konnte nie in der Hypodermis selber nachgewiesen werden. Die intakten Zellen bilden den Abschluss des Retraktionsstummels. Bei *Hydropsyche* dagegen hat die Hypodermis verschiedene Bestimmung. Der Grossteil des Gewebes quillt sehr stark auf unter Bildung von Vacuolen, seine Zellen zerfallen und die granulösen Zerfallsprodukte gelangen in die Vacuolen, in die Phagocyten eingedrungen sind, die die Granula aufnehmen. Der Abschluss des Retraktionsstummels wird von den Zellen des ehemaligen zweiten Nachschiebergliedes gebildet. Zu ihnen haben sich die grossen trichogenen Zellen gesellt, die während der ganzen Metamorphose überhaupt unverändert blieben.

4. Die analen Blutkiemen

Die Larve von *Hydropsyche* besitzt anal vier retraktile fingerförmige, farblose Schläuche, die aus dem Rektum ausgestülpt werden können. Diese Schläuche sind von früheren Autoren als anale Blutkiemen, Analkiemen oder Analschläuche bezeichnet worden. Normalerweise sind die Analkiemen bei der Larve im Rektum eingezogen, unter gewissen Umständen jedoch werden sie ausgestülpt. Während der ganzen Vorpuppenperiode streckt das Tier seine Analkiemen aus (Abb. 1) und nur bei Reizung werden sie eingezogen, um sofort wieder ausgestreckt zu werden. Erst ganz kurz vor dem Schlüpfen der Puppe reagieren sie nicht mehr auf Reize. Bei der Puppenhäutung werden diese Organe abgestossen. Die Analkiemen wurden von BRANCH (1922) eingehend beschrieben.

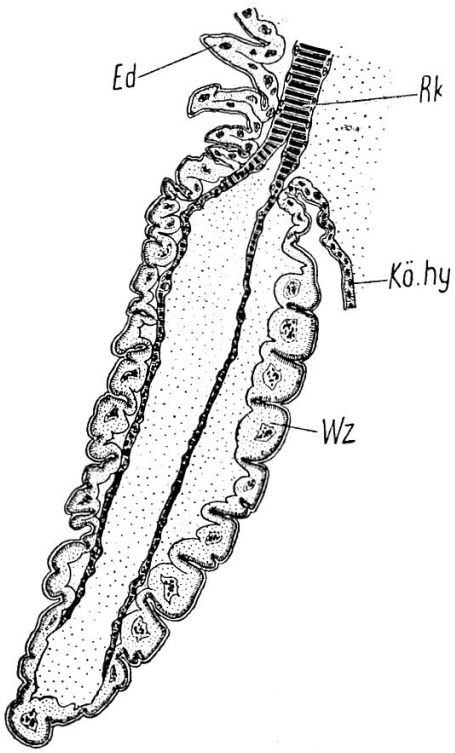


Abb. 28. — Gesamtansicht eines Schlauches der analen Blutkiemen (halbschematisch). — Ed, Enddarm. — Kö. hy, Körperhypodermis. — Rk, Kiemenretraktor. — Wz, Wandzelle.

Die larvale Kieme besitzt unter einer äusserst dünnen Cuticula grosse Wandzellen, die drüsiges Aussehen haben. Die Gestalt dieser Wandzellen ändert je nach dem Kontraktionszustand des Kiemenschlauches (Abb. 28). Das Zellplasma ist dicht und homogen. Die Basalmembran ist relativ dick, nicht dünner als die Cuticula. Den distalen Teil der Zelle bildet eine stärker färbbare Schicht, die Streifenstruktur besitzt (Abb. 29). Die Kerne sind gross, auch ihre Form variiert mit dem Kontraktionszustand der Kiemen. Sie enthalten viel Chromatin, das regelmässig im Kern verteilt ist, und mehrere Nucleolen.

Der Kiemenschlauch wird von zwei Muskelsträngen durchzogen, die sich an der Basis der Kiemen zu einem gemeinsamen Muskelstrang, dem Retraktor der Kieme vereinigen. Dieser Muskel hat seinen Ursprung an der cephalen Segmentgrenze des 10. Abdominalsegmentes neben dem dorsalen Nachschiebermuskel. Das Lumen ist prall mit Haemolymphe gefüllt, in der sehr wenige Blutzellen vorhanden sind (Abb. 28).

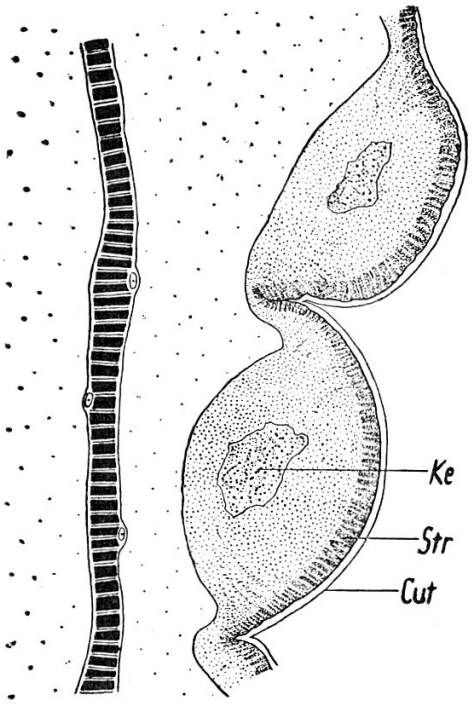
Abbau der Analkiemen

Der larvale Zustand der Analkiemen dauert während der ganzen Vorpuppenperiode bis zur Phase H. Hier beginnt das Zellplasma sich zu lockern, wobei distalwärts einige Vacuolen entstehen. Das Chromatin der Kerne verdichtet sich. Streifenschicht und Muskeln bleiben vorläufig intakt. Kurze Zeit später nimmt die Vacuolisierung des Plasmas zu, beschränkt sich aber auf die nach aussen gelegene Hälfte der Wandzellen. Diese Streifenstruktur wird unterbrochen (Abb. 30), die lumenwärts gerichtete Zellhälfte dagegen bleibt homogen. Der Kerninhalt ballt sich zusammen, sodass man Nucleolen und Chromatin nicht mehr unterscheiden kann. In das Kiemenlumen dringen viele Leukocyten ein, die sich an die Muskulatur legen. Diese ist leicht geschrumpft, sodass das Sarkolemm gewellt erscheint, analog wie sie schon bei der Nachschiebermuskulatur in der Phase E beschrieben wurde. Die Muskelkerne treten deutlich hervor. Der Muskelabbau erstreckt sich über den ganzen Kiemenretraktor, also sowohl auf die beiden Äste als auch auf den gemeinsamen Muskelstrang.

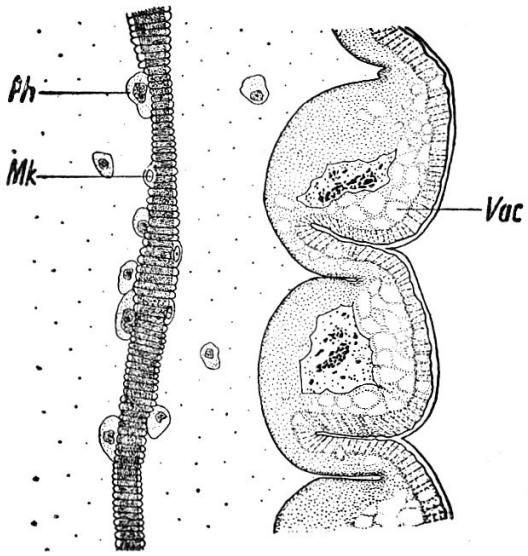
Kurz vor und während der Häutung zeigen die Kiemen folgendes Bild (Abb. 31, 32). Das Plasma der Wandzellen hat sich stark vacuolisiert, besonders in dem nach aussen gelegenen Teil, oft auch rund um den Kern herum, sodass schliesslich in diesen Partien nur noch Vacuolengrenzen in Form schmaler Plasmabrücken zu sehen sind. Die äussere Streifenschicht ist höher und lockerer geworden. Die Inhalte der Kerne sind zusammengepresst. Die Muskeln haben sich an verschiedenen Stellen fragmentiert, und an diese länglichen Stücke haben sich seitlich zahlreiche Leukocyten angelegt. Die Sarkolyse ist jedoch noch zu wenig fortgeschritten, als dass man Phagocytose erwarten könnte. In der Tat werden noch nirgends « Körnchenkugeln » (d. h. mit Sarkolyten beladene Phagocyten) festgestellt. Infolge des Muskelzerfalls haben sich die beiden Parallelstränge der Kieme vom gemeinsamen Strang, der ins Körperinnere führt, losgerissen. Die Cuticula, welche bisher den Wandzellen dicht anlag, löst sich jetzt los und dies bedeutet den Auftakt zur Häutung.

Bei der Puppenhäutung wird aber merkwürdigerweise nicht nur die Cuticula abgestreift, sondern die ganze Kieme mit allen darin befindlichen zerfallenden Geweben. Diese Lostrennung vom übrigen Körper ist deshalb möglich, weil ja, wie erwähnt, die Muskelverbindung unterbrochen ist und die Kiemenwandzellen mit den Hypodermiszellen des Körperinnern offenbar nur lose verbunden sind.

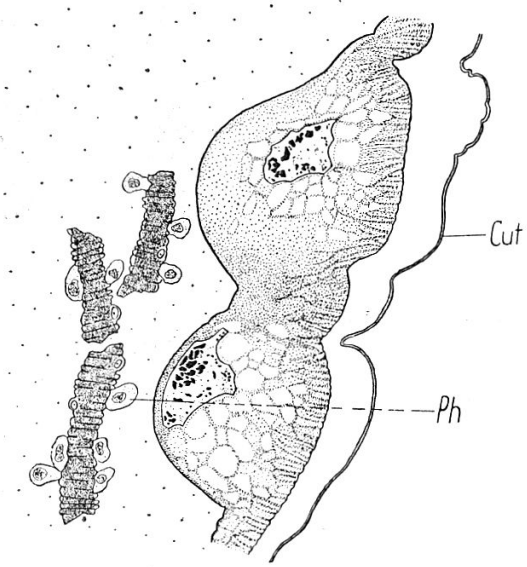
Es ist bemerkenswert und stellt bei Insekten einen höchst seltenen Fall dar, dass hier eine Häutung eintritt, bevor das Organ fertig abgebaut ist und es seine Zerfallsprodukte zurückgeführt hat (vgl. thorakale und abdominale Büschelkiemen, Nachschieber usw. von



29



30



31

Abb. 29—31. — Übersicht über den Abbau der analen Blutkiemen (Vergr. 225 ×). — 29, Larve. — 30, im Abbau begriffen. — 31, unmittelbar nach der Häutung. — Cut, Cuticula. — Ke, Kern. — Mk, Muskelkern. — Ph, Phagocyt. — Str, Streifenstruktur. — Vac, Vacuole.

Hydropsyche, dann zum Beispiel auch die abdominalen Tracheenkiemen von *Sialis u. a.*).

Über das weitere Schicksal dieser mit der Exuvie losgetrennten Gewebefragmente ist nichts bekannt. Es muss aber angenommen werden, dass sie sehr rasch desintegriert werden.

Der im Körper zurückgebliebene Kiemenmuskelstrang zeigt fortschreitenden sarkolytischen Zerfall, begleitet von Phagocytose (Abb. 33).

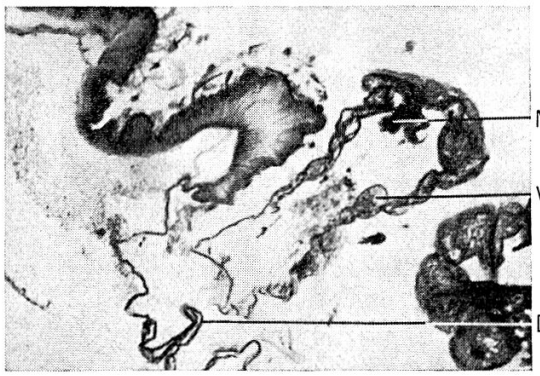


Abb. 32. — Microphoto eines Schlauches der Analkiemen unmittelbar nach der Häutung. — Da. Cut, Darmcuticula. — Mu, Muskelrest. — Wz., Wandzelle (Vergr. 75 ×).

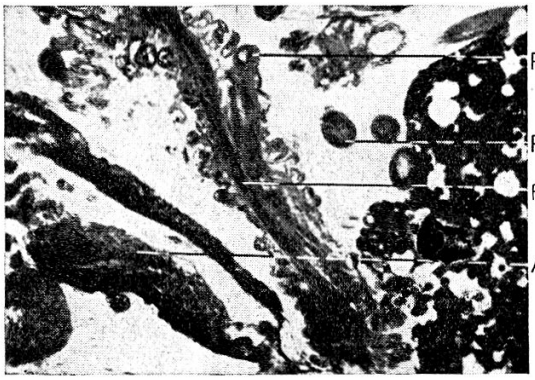


Abb. 33. — Rest des Retraktionsmuskels der Analkiemen in der 1tägigen Puppe. — Abd. m, Abdominalmuskulatur. — Ph, Phagocyten. — Rm, Retraktormuskel (Microphoto, Vergr. 150 ×).

Analkiemen bei andern Trichopterenarten

Schon die ältesten Autoren wie PICTET (1834) und DUFOUR (1847), beschrieben die Analkiemen von *Hydropsyche*, PICTET glaubte darin Tracheen zu sehen, während DUFOUR deren Anwesenheit abstritt. Analkiemen sind bei Trichopteren sehr verbreitet. FRITZ MÜLLER (1888) fand sie bei allen brasilianischen Trichopterenarten. LÜBBEN (1907) machte eine Aufstellung des Atmungssystem der Trichopteren. Er unterteilte die analen Blutkiemen in *echte Blutkiemen* und *modifizierte Blutkiemen*. Letztere sind solche, bei denen sekundär Tracheen entstanden sind.

Echte Blutkiemen besitzen:	*Chimarrha*
5 Schläuche:	*Plectrocnemia*
	Polycentropidae
	Diplectrona
4 Schläuche:	*Hydropsyche* sp.
	Philopotamus
3 Schläuche:	*Hydropsyche*

Modifizierte Blutkiemen finden sich bei:

Glossosoma boltoni
Itaura (brasilianische Art)
Rhyacophilidae
Macronema zebratum

Blutkiemen kommen auch bei andern Insekten vor und vorwiegend bei Dipteren, so z. B. die *Chironomiden*, *Culiciden*, *Phalocera replicata*, *Dicranota*, *Ptycopteridae*, *Orphephilidae*, *Simulidae* (2 Papillen auf dem dorsalliegenden After), *Orphilidae*, *Sciomycidae* (zwei grosse und zwei kleine Fleischwarzen), *Corethra*, *Eristalinae* (ein sehr kunstvolles Gebilde, WEISE, 1938), *Tipulidae*.

Über die Funktion der analen Blutkiemen von Trichopteren und andern Insekten wurden mehrere Untersuchungen gemacht. THORPE (1933) konnte bei Trichopteren keine Atemfunktion feststellen. MORGAN und O'NEIL (1931) bestimmten die Atmung mittels der WINKLER-Methode, sie fanden, dass die Analkiemen bei der Atmung der Larve praktisch keine Rolle spielen. WIGGLESWORTH (1933) untersuchte die Funktion der Blutkiemen bei *Culiciden*, er konnte nachweisen, dass sie zum Teil Wasser aufnehmen, das von den MALPIGHIschen Gefässen wieder ausgeschieden wird, ferner auch Salze, hauptsächlich Cl-Ionen, die dem Körper zugeführt werden.

Bei Trichopteren spielen die Analkiemen vermutlich in der Larvenzeit eine sehr untergeordnete Rolle, in der Vorpuppe dagegen scheinen sie wichtige Funktionen auszuüben. Der Umstand, dass sie während dieser ganzen Zeit ausgestreckt bleiben und nur im allerletzten Moment abgebaut werden, spricht dafür, dass sie hier vermutlich doch funktionsfähig sind.

5. Die lateralen Lappenkiemen, ein Puppenorgan

Die Puppe von *Hydropsyche* besitzt lappige Ausstülpungen, die seitlich aus den Abdominalsegmenten 3—7 austreten. Das 3. und das 7. Segment besitzen jederseits je einen solchen Lappen, die Segmente 4, 5 und 6 jederseits deren 3. Der cephale Lappen ist jeweils kleiner als der caudale. Vom 3. bis zum 6. Segment nimmt die

Gesamtgrösse dieser Gebilde zu, während der Lappen des 7. Segmentes rudimentär bleibt. Die drei Lappen einer Segmentseite sind an der Basis miteinander verbunden, nur der cephale und der caudale stehen mit der Abdomenhypodermis in Verbindung. Jeder Lappen ist jedoch ein Organ für sich, da es von einer Trachee durchzogen ist (Abb. 34).

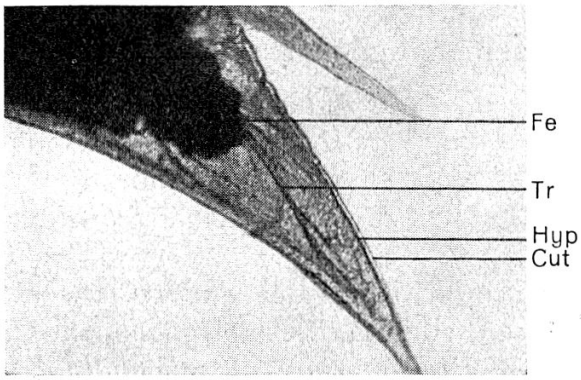


Abb. 34. — Lappen der lateralen Lappenkiemen, lebend (Microphoto, Vergr. 60 ×). — Cut, Cuticula. — Fe, Fett. — Hyp, Hypodermis. — Tr, Trachee.

Der Bau und die Lage dieser Organe erlauben uns darauf zu schliessen, dass sie Kiemenfunktion besitzen. Verschiedene Trichopterenarten haben als einzige Atemorgane seitliche abdominale Tracheenkiemen. Auch andere Insekten, wie *Ephemeriden, Neuropteren (Sialis)* haben ihre Tracheenkiemen an den Seiten der Abdominalsegmenten. Daher will ich sie als laterale Lappenkiemen bezeichnen.

Die einzelnen Kiemenlappen sind lange, spitz zulaufende konische Ausstülpungen des Abdomens, die unbeweglich und nicht retrahierbar sind. In die Basis des Lappens ragt vom Körper her ein Fettpfropf in das Kiemenlumen hinein (Abb. 34). Der histologische Aufbau einer solchen ausgewachsenen Lappenkieme weicht in nichts von einer funktionsfähigen Tracheenkieme ab. Die Chitincuticula ist sehr dünn, ca. 3 μ, im Gegensatz zur Cuticula des Abdomens, die 7 μ dick ist. Sie ist zweischichtig, bestehend aus einer sehr dünnen Endocuticula und einer dickeren Exocuticula. An der Basis zwischen den einzelnen Lappen findet man eine Reihe Borsten. Unter der Cuticula liegt ein einschichtiges Epithel, die Hypodermis, deren Zellen langgezogen sind (Abb. 39). Ihre Kerne sind flach und enthalten wenig Chromatin. Der Nucleolus hebt sich deutlich ab. Während in den Epithelzellen des Abdomens sehr viele Pigmentkörner eingelagert sind, finden wir im Epithel der Lappenkiemen keine solchen. Jeden Kiemenlappen durchzieht eine Trachee, von der

aus zahlreiche Verzweigungen in die Ränder des Lappens ausgehen. Der mediane Tracheenast ist eine Tracheenabzweigung, während die seitlich abgehenden Zweige Tracheolen sind. Jede Tracheole entspringt aus einer Tracheenendzelle.

Die lateralen Lappenkiemen sind bei der Larve als Anlage vorhanden. Von den meisten Autoren wurden diese Organe sehr nebensächlich oder gar nicht behandelt. KLAPALEK (1888) sagt, dass die Larve statt der Seitenlinie auf den « Enden des III. und VII. Segment je ein kurzes conisches, spitziges zartes Anhängsel, des IV. und VI. je zwei solcher Gebilde, die knapp hintereinander liegen » habe. Auch an der Puppe beschreibt er sie in der gleichen Zahl wie bei der Larve. ULMER (1903) findet 1, 2 oder 3 dicht hintereinanderliegende zarte (kiemenartige) einstülpbare Anhänge. THIENEMANN (1905) stellt bei *Hydropsyche* drei Arten von Respirationssystemen fest. DÖHLER (1911) sagt nur « Statt der Seitenlinie finden sich kleine dreieckige Anhängsel in nicht untersuchter Anzahl ». Eingehend wurden die lateralen Lappenkiemen von PALMÉN (1877) behandelt. Er beschrieb sie als konische Zipfel in Dreizahl pro Segment. Er vermutet in ihnen Kiemenfunktionen, da sie Tracheen besitzen. Er fand sie auch an der Imago.

Das Wachsen der lateralen Lappenkiemen

In der ausgewachsenen Larve ragen vom 3.—7. Abdominalsegment winzige spitzige Anhängsel aus den Seiten des Körpers, die als Anlagen der lateralen Lappenkiemen anzusprechen sind. Ihre Zahl stimmt mit der des ausgewachsenen Organs überein.

Sobald die Larve ihr Netz verlassen hat, um ihr Puppengehäuse zu bauen, also in der Phase B, wachsen die kleinen Anhänge aus, gleichzeitig mit der Hypertrophie des Fettkörpers im Abdomen, ohne dass vorher eine Häutung stattgefunden hätte.

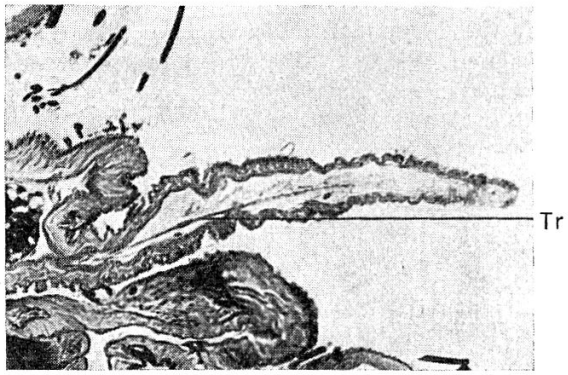


Abb. 35. — Schnitt durch die Anlage der lateralen Lappenkiemen bei einer ausgewachsenen Larve (Microphoto, Vergr. 150 ×). — Tr, Trachee.

Im Verlauf von zwei Tagen, also zu Beginn der Phase C, haben diese Anhänge ihre Grösse erreicht, die sie während der ganzen Vorpuppenzeit beibehalten.

Der histologische Aufbau der Lappenkiemenanlagen (Abb. 35, 36), entspricht im grossen und ganzen dem des ausgewachsenen Organs. Die Cuticula ist relativ dick, ca. 6 μ. Sie ist stark gefaltet. Die Hypodermis hat die gleiche Dicke wie die des übrigen Abdomens ; sie ist unpigmentiert. Ihre Kerne liegen dicht beieinander und besitzen einen deutlich sichtbaren Nucleolus. Die Hypodermis bildet echte

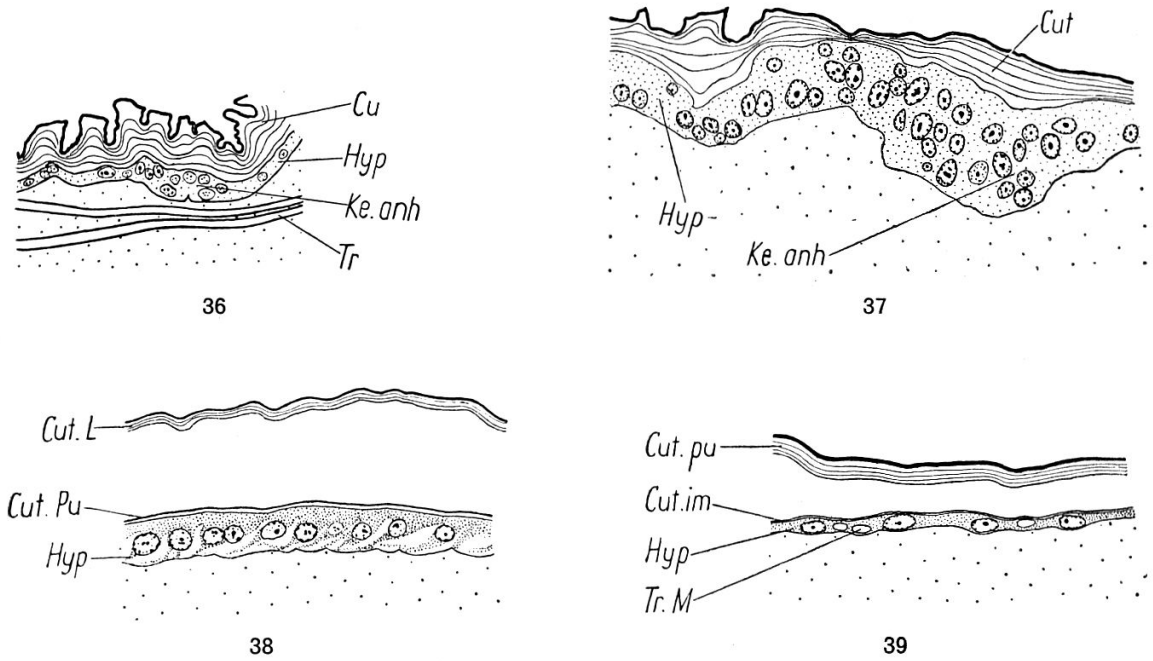


Abb. 36—39. — Schnitt durch die Wand der lateralen Lappenkiemen (Vergr. 600 ×). — 36, Larve. Hypodermisverdickung mit Kernanhäufung an der Kiemenbasis. — 37, Phase B. Kiemenbasis, Hypodermisverdickung gewaltig zugenommen. — 38, Phase G. Kiemenhypodermis verdickt, die Larvencuticula ist abgehoben. — 39, Puppe 7. Tag. Hypodermis zu Atemepithel ausgestreckt, die Puppencuticula ist abgehoben und die Imaginale bildet sich. — Cut, Cuticula. — Cut. im, imaginale Cuticula. — Cut. L, Larvencuticula. — Cut. Pu, Puppencuticula. — Hyp, Hypodermis. — Ke. anh, Kernanhäufung. — Tr, Trachee. — Tr. M, Einmündungsstelle der Tracheolen.

Falten. An der Basis jedes Lappens wölbt sich das Epithel vor und in dieser Vorwölbung liegen 8—10 Kerne in einer Schnittebene dicht zusammengedrängt (Abb. 36). Das Lumen der Lappenkiemenanlage ist mit Haemolymphe gefüllt. Eine Trachee mit wenigen Verzweigungen, an denen Tracheenendzellen mit grossen Kernen liegen, durchzieht die Organanlage (Abb. 35).

Während der Wachstumsphase dieser Kiemen stellen wir fest, dass sich sowohl die Cuticula, wie auch die Hypodermis glättet.

Letztere nimmt an Dicke beträchtlich zu und erreicht eine Mächtigkeit von 6 μ. Ihre Kerne runden sich ab. Die Kernanhäufung an der Kiemenbasis vergrössert sich und zieht sich sowohl in die Länge wie auch in die Breite ; die Zahl der Kerne hat sich darin vermehrt (Abb. 37).

Wir haben hier einen gewöhnlichen Wachstumsvorgang, wie er bei Insekten allgemein bekannt ist und von HOOP (1931) näher beschrieben wurde. In unserm speziellen Fall nimmt die Cuticula offenbar am Organwachstum teil und gestattet dessen Ausdehnung während der Zwischenhäutungsperiode.

Vermutlich wird dieses Wachstum durch die die Metamorphoseauslösenden Prozesse ausgelöst. Ein Wachstum bei Insekten ohne deren vorherige Häutung ist eine sehr seltene Erscheinung. Die Termitenweibchen z. B. und die hautparasitierenden Weibchen der Sandflöhe zeigen ihre enorme Abdomenhypertrophie auch ohne dass vorher eine Häutung eintritt.

Bei der Puppenhäutung werfen die Lappenkiemen nur die Cuticula ab (Abb. 38). Erst 18 Stunden nach dem Schlüpfen streckt sich die Hypodermis zum Atemepithel. Sie wird sehr dünn, ihre Kerne langgestreckt. Zwischen ihnen liegen unregelmässig angeordnete Vacuolen, die die Einmündungsstellen der Tracheolen sind (Abb. 39). Die Hypodermis ist noch befähigt, nach Abhebung der Puppencuticula eine Imaginale abzuscheiden.

PALMÉN (1877) beobachtete, dass sich die Lappenkiemen in der Puppe beträchtlich verkürzen. Ich musste dagegen feststellen, dass die Lappenkiemen während der ganzen Puppenperiode die gleiche Länge beibehalten. Bei der Streckung der Hypodermis zum Atemepithel nimmt ihre Grösse noch ein wenig zu.

Die Imago besitzt die Lappenkiemen in voller Ausbildung an ihrem Abdomen. Diese sind nur am frisch geschlüpften Objekt zu sehen, denn nach sehr kurzer Zeit vertrocknen sie und schrumpfen am imaginalen Körper. Die Abdomensegmente der Imago schieben sich leicht ineinander, sodass die Lappenkiemen und übrigens auch die ventralen Büschelkiemen unter diese zu liegen kommen.

Zusammenfassung

Die lateralen Lappenkiemen von *Hydropsyche* sind konische, spitzzulaufende Hypodermisausstülpungen des Abdomens, die seitlich aus den Segmenten 3—7 herausragen. Diese Ausstülpungen sind mit Blut gefüllt und von je einer Trachee durchzogen. Die Larve besitzt die Lappenkiemen in ihrer Anlage. Bevor sich die verpuppungsreife Larve einspinnt, wachsen diese Anlagen aus, ohne dass vorher eine Häutung stattgefunden hätte. Das Wachstum wird ermöglicht durch die Faltung der Hypodermis und der Cuticula. Ausserdem

liegt an der Basis des Organs eine Wachstumszone, die aus einer Kernanhäufung besteht.

Bei der Häutung wird nur die Cuticula abgestossen. Die Hypodermiszellen strecken sich in der jungen Puppe zu einem Atemepithel, sodass die Lappenkiemen noch leicht an Grösse zunehmen. Vor der Häutung der Imago scheidet die Hypodermis eine sehr dünne imaginale Cuticula ab.

Die lateralen Lappenkiemen sind ein spezifisches Puppenorgan. In der Vorpuppenphase sind sie wahrscheinlich nicht funktionsfähig, da die Hypodermis noch viel zu dick ist. Erst in der Puppe dürften diese Organe Atemfunktion besitzen.

Vermutlich sind die lateralen Lappenkiemen erst im Puppenstadium funktionsfähig, da sich ihre Hypodermis erst 18 Stunden nach der Häutung abflacht. Wir haben hier ein Organ von rein pupaler Bedeutung.

Puppenorgane sind bei Insekten nicht selten. Meist bestehen sie aus Chitinfortsätzen, -leisten und -schilder. Sie sind entweder Stützorgane oder funktionieren als Hilfsapparaturen bei dem Schlüpfen der Imago. Bei dem Rüsselkäfer *Ceutorrhynchus* sind die Stützborsten noch Sinnesorgane, die die Puppe über ihre Lage in der Wiege unterrichten kann. Atemorgane als spezifische Puppenorgane sind ausser bei den Trichopteren nur noch bei den cyclorrhaphen Dipteren anzutreffen. Sie treten in Form der Vorderstigmen auf und können mannigfaltig ausgebildet sein ; bei den Puppen der Chironomiden sind sie zu Tracheenkiemen umgewandelt. Unter den Trichopteren besitzen ausser *Hydropsyche* nur die Puppen der *Polycentropiden* Kiemen als Puppenorgane. Ihre Larven sind kiemenlos.

DISKUSSION DER ERGEBNISSE

Es soll hier ein Beitrag zur Kenntnis einer holometabolen Insektenform mit relativ wenig tiefgreifender Metamorphose geliefert werden. Die Trichopteren bilden dadurch einen Sonderfall, dass sich während der Metamorphose der Kopf-Brustabschnitt anders verhält als das Abdomen. Vergleicht man eine ausgewachsene Larve mit einer Puppe, so fällt einem sofort auf, dass der Vorderteil des Puppenkörpers völlig anders gestaltet ist als der der Larve ; das Puppenabdomen ist dagegen demjenigen der Larve noch weitgehend vergleichbar. Alle Organe der vorderen Region werden in der Vorpuppenphase neu aufgebaut, während am Abdomen sich nur einige Anhänge verändern. Der zeitliche Metamorphoseablauf zwischen Kopf-Brustabschnitt einerseits und Abdomen andererseits differiert ebenfalls, indem er beim letzteren später einsetzt. In Kopf und Brust beginnt die Metamorphose in Phase C und verläuft deutlich caudo-cephal. Im Abdomen setzt die Metamorphose erst in der

Phase D ein, verläuft jedoch nicht eindeutig caudo-cephal, indem zuerst die Nachschieber, dann die innere Reihe der Büschelkiemen und erst zuletzt die Analkiemen erfasst werden. Während die Büschel- und Analkiemen als echte Larvenorgane total abgebaut werden, verwandeln sich die Nachschieber nach einem Teilabbau und Wiederaufbau in die kleineren Puppennachschieber : sie haben somit larvo-pupale Bedeutung. Bei all diesen Metamorphoseprozessen ist Phagocytose beobachtet worden.

Nach erfolgter Häutung ist die Vorpuppe zur Puppe geworden, die der Imago schon in mancher Hinsicht sehr ähnlich sieht. Trotzdem besitzt sie einige Organe larvalen Charakters, die nun als Puppenorgan funktionieren. Es ist die äussere Reihe der abdominalen Büschelkiemen, die noch funktionell sind (während die innere Reihe sowie die thorakalen Büschelkiemen als echte Larvenorgane in der Vorpuppe abgebaut wurden), die lateralen Lappenkiemen, die in der Vorpuppe ausgewachsen sind und nun ein funktionsfähiges Atemepithel ausbilden. Diese beiden aus der larvalen resp. der praepupalen Periode übernommenen Kiemenarten werden bemerkenswerterweise auch gegen das Ende der Puppenperiode hin nicht histolytisch abgebaut. Sie nehmen an der imaginalen Häutung teil und erscheinen somit auch wieder bei der Imago als funktionstüchtige Gebilde, die beim Übergang zum Landleben bald austrocknen und noch als unscheinbare Anhänge nachzuweisen sind. Sie besitzen somit in funktioneller Hinsicht larvo-pupale Wertigkeit und in ontogenetischer Hinsicht larvo-imaginale Potenz.

Wie schon erwähnt besitzt auch die Puppe kleine Nachschieber, die nach Umwandlung aus dem Larvenleben übernommen sind. Obwohl die Puppe ein stark bewegliches Abdomen besitzt (Atembewegungen), werden die Nachschieber doch kaum mehr aktiv verwendet und hängen dem Körperhinterende als unbewegliche Organe an ; denn das feine Muskelnetz, das ihr Inneres durchzieht, wird nie funktionell. Dies erklärt sich vor allem daraus, dass der Abbau des Puppennachschiebers schon 18 Stunden nach der Puppenhäutung einsetzt, bevor nämlich dieses Organ richtig ausdifferenziert ist (Myoblastennetz). THIENEMANN drückt 1903 seine Ansicht aus, dass die Puppe ihre Nachschieber zum Reinigen ihres Gehäuses verwendet. Der Verfasser hat derartiges nie feststellen können, obschon er einen Teil der Puppen in durchsichtigen, aus Glassplittern gefügten Gehäusen hielt und somit in allen Einzelheiten beobachten konnte.

Die Mandibeln sind, verglichen mit denjenigen der Larve und Vorpuppe, bedeutend schlanker und etwa zweimal länger. Sie erhalten bei der Puppe, die ja keine Nahrung mehr zu sich nimmt, eine ungewohnte Funktion. Sie liegen kreuzweise oberhalb der Antennenbasis, also etwas ausserhalb der in Ausbildung begriffenen imaginalen Mundregion. 18 Stunden nach dem Schlüpfen werden sie beweglich,

d. h. sie können sich in einer Ebene aufrichten und nieder legen. Erst zwischem dem 9. und 10. Puppentag haben sie jedoch ihre eigentliche Rolle zu erfüllen, indem sie dann während mehreren Stunden von der Puppe dazu verwendet werden, im dichten Seidennetz des Gehäuses ein Loch auszutrennen, durch das sich die reife Puppe hindurchwindet. Bemerkenswert ist, dass der Schlüpfakt zur Imago dann oft sehr rasch, d. h. innerhalb weniger Minuten erfolgt [1], sodass also die Mandibeln, die eben noch funktionstüchtig waren, gleich schon bereit sein müssen sich abzubauen, um an der Häutung teilzunehmen. Die Retraktion der Hypodermis auf zwei kurze Stummel, die auch am Vorderkopf der Imago festgestellt werden können, sowie der Abbau der Mandibelmuskeln kann sich somit, wie histologisch nachgewiesen wurde, ausserordentlich rasch vollziehen. Es handelt sich somit in diesem Fall um ein rein pupales Organ. Beim Abbau der Nachschieber und der Mandibeln ist Phagocytose beobachtet worden.

An innern Organen der Larve sind ausschliesslich die Spinndrüsen eingehend untersucht worden. Sie nehmen in der Art und Weise ihrer Histolyse eine Sonderstellung gegenüber den andern hier beschriebenen Organen ein, bei denen auf die Autolyse stets Phagocytose folgt. Beim Abbau der Spinndrüsen konnte nirgends eine Intervention von Phagocyten festgestellt werden, dagegen vollzieht sich der ganze Prozess ausserordentlich langsam und findet erst gegen Ende der Puppenperiode seinen Abschluss. Erst dann sind die letzten Trümmer der Spinndrüsen verschwunden. Obgleich aber dieses Organ die Larvenzeit weit überdauert, besitzt es rein larvale Funktion und Potenz und ist nicht etwa mit dem Nachschieber zu vergleichen, der als verkleinerte nicht funktionelle Neubildung in der Puppe wieder erscheint.

In Bezug auf die innern Vorgänge während der Metamorphose nehmen die Trichopteren eine Mittelstellung ein zwischen den holometabolen Insekten mit Larven, die der Imago sehr unähnlich sind und bei der Metamorphose weitgehend abgebaut werden (z. B. Dipteren, Hymenopteren), und solchen, deren larvaler Körper fast völlig in die Imago übernommen wird (z. B. *Sialis*). Bei den Trichopteren verhält sich die innere und äussere Metamorphose der Kopf- und Brustteile, soweit diese Untersuchungen Einblick gewähren, umfassender als diejenigen des Abdomens. Ausserdem finden sich bei *Hydropsyche* larvo-imaginale und rein pupale Organe.

[1] Es sind Fälle beobachtet worden im Laboratorium und in der Natur, bei denen dieser Prozess mehrere Stunden in Anspruch nahm.

Zusammenfassung

1. Die Larve von *Hydropsyche* gehört zu den netzbauenden Trichopterenlarven der fliessenden Gewässer. Ihrer Form nach ist sie campodeid. Zu Beginn der Metamorphose verlässt sie ihr Netz, um ein Puppengehäuse zu bauen. Gleichzeitig hypertrophiert der Fettkörper und die lateralen Lappenkiemen wachsen aus.

2. Nach dem Bau des Puppengehäuses wird das sog. Vorpuppenstadium erreicht, in dem die Puppe gebildet wird. Der Inhalt der Beine zieht sich zurück, worauf die Puppenbeine in die nun leer scheinenden Chitinhüllen einwachsen. Die Augen sinken in die Kopfkapsel und wandern an die Kopfbasis. Die Mundgliedmassen bauen sich um. Zwei Tage nach dem Einschluss der Larve ins Puppengehäuse schlüpft die Puppe.

3. Erst 18 Stunden nach dem Schlüpfen treten in der Puppe Veränderungen auf. Die Pigmentierung setzt ein, der Nachschieberinhalt wird abgebaut. Kurz nach dem Schlüpfen der Imago beisst die Puppe das Gehäuse durch und gelangt ins Freie. In der kurzen Zeitspanne, die sie vom Schlüpfen trennt, werden die Mandibeln abgebaut.

4. Während der Metamorphose werden die Spinndrüsen abgebaut. Das Zellplasma ballt sich zu Schollen zusammen. Kurz vor dem Schlüpfen der Puppe treten in der Intimagegend grosse Kugeln auf, die vermutlich als Abbauprodukte des Spinndrüsenplasmas anzusehen sind. Die Zellkerne lösen sich nach und nach auf.

5. In der Vorpuppe bauen sich die Nachschieber um. Die Abbauprozesse verlaufen distal-proximal. Ein neuer Puppennachschieber wird gebildet, dessen Inhalt schon am zweiten Puppentag retrahiert wird.
Die Muskulatur zerfällt autolytisch. Sie schrumpft und gleichzeitig zerfasert ihre kontraktile Substanz. Nach der Auflösung des Sarkoplasmas dringen Phagocyten ein, um die Sarkolyten aufzunehmen. Die pupale Muskulatur entsteht aus Myoblasten, deren grosse Kerne schon in der larvalen Muskulatur liegen. Die Retraktion der Puppenmuskulatur erfolgt auch durch Auflösung mit nachfolgender Phagocytose.
Die Nachschieberhypodermis macht in der Vorpuppe eine gewöhnliche Häutung durch. In der Puppe quillt sie mächtig auf und vacuolisiert. Ihre Zerfallsprodukte fallen in die Vacuolen, wo sie phagocytiert werden. Vom Abbauprozess verschont bleibt die ehemalige Auskleidung des zweiten Nachschiebergliedes, die den Abschluss des Retraktionsstummels bildet.

6. Die Abdomenhypodermis macht zwei gewöhnliche Häutungen durch. In der Vorpuppe schwillt sie an. Ihre Pigmentkörner verschwinden, treten jedoch erst in der 18 stündigen Puppe wieder auf.

7. Die Analkiemen bauen sich kurz vor dem Schlüpfen der Puppe ab. Die Wandzellen lösen sich auf, die Muskulatur macht den gleichen Prozess durch wie die Nachschieber. Während des Abbaues tritt die Häutung ein, sodass die Analkiemen samt ihrem Inhalt abgestossen werden.

8. Die lateralen Lappenkiemen sind an der Larve als Anlagen vorhanden. Zu Beginn der Metamorphose wachsen sie zu konischen Säcken aus, die mit einer Trachee versorgt werden. Diese Gebilde wachsen aus, ohne dass eine Häutung eingetreten ist. Diese Lappenkiemen sind noch an der Imago nachzuweisen, wo sie dann durch Austrocknen verschwinden.

LITERATURVERZEICHNIS

BLAUSTEIN, W., 1936. *Histologische Untersuchungen über die Metamorphose der Mehlmotte Ephestia kühniella.* Z. f. Morph., 10.

BRANCH, H. E., 1922. *A contribution to the knowledge of the internal anatomy of Trichoptera.* Ann. Entom. Soc., Amer., 15.

BREED, R. S., 1903. *The changes wich occur in the muscles of a Beetle.* Bull. Mus. Comp. Zool. Haward, 40.

BURMEISTER, H., 1832. *Handbuch der Entomologie.*

DEEGENER, P., 1928. *Respirationsorgane der Insekten.* Schröder's Handbuch der Entomologie, Bd. I.

DÖHLER, W., 1911. *Trichopterologisches* Z. wiss. Ins. biol., 7.

DUBOIS, A.-M. und GEIGY, R., 1935. *Beiträge zur Oekologie, Fortpflanzungsbiologie und Metamorphose von Sialis lutaria* L. Rev. suisse Zool., 43.

DUFOUR, L., 1847. *Description et anatomie d'une larve à branchies externes Hydropsyche.* Ann. Sc. nat. Zool., 8.

EIDMANN, H., 1924. *Untersuchung über Wachstum und Häutung der Insekten.* Z. Morph. Oek. Tiere, 2.

FELBER, J., 1908. *Trichopteren von Basel und Umgebung.* Arch. Naturg., 74.

GEIGY, R., 1937. *Beobachtungen über die Metamorphose von Sialis Lutaria* L. Mitt. schweiz. ent. Ges., 17.

— 1941. *Die Metamorphose als Folge gewebsspezifischer Determination.* Rev. suisse Zool., 48.

GEIGY, R. und PORTMANN, A., 1941. *Versuch einer morphologischen Ordnung der tierischen Entwicklungsgänge.* Naturwiss., 29.

GEIJSKES, D.-C., 1935. *Faunistisch-ökologische Untersuchungen am Röserenbach bei Liestal im Basler Tafeljura.* Tijdschr. voor Entomol., 78.

GILSON, G., 1894. *Recherches sur les cellules sécrétantes. II. Trichoptères.* Cellule, 10.

GLASGOW, J. P., 1937. *Internal anatomy of a Caddis (Hydropsyche colonica).* Quart. Jour. Micr. Sci., 79.

GERSTÄCKER, A., 1866-1879. *Gliederfüssler.* Browns Klassen und Ordnungen.

HANDLIRSCH, A., 1928. *Der Bau des Insektenkörpers und seiner Anhänge.* Schröder's Handbuch der Entomologie, Bd. I.

— 1928. *Die postembryonale Entwicklung.* Schröder's Handbuch der Entomologie, Bd. I.

HANDLIRSCH und (BEIER), 1936. *Trichoptera.* Kückenthals Handbuch der Zoologie, Bd. 4.

HELM, F.-E., 1876. *Über die Spinndrüsen der Lepidopteren.* Z. wiss. Zool.

HOOP, M., 1933. *Über Häutungshistologie einiger Insekten.* Zool. Jb. Anat., 57.

HUFNAGEL, A., 1918. *Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Lépidoptère.* Arch. Zool., 57.

KLAPALEK, 1888. *Metamorphose der Trichopteren.* Arch. Naturwiss. Landesdurchf. Böhmen, 4.

— 1893. *Metamorphose der Trichopteren.* Arch. Naturwiss. Landesdurchf. Böhmen, 8.

KORN, W., 1943. *Die Muskulatur des Kopfes und des Thorax von Myrmeleon europaeus und ihre Metamorphose.* Zool. Jb. Anat., 68.

KOWALEWSKY, A., 1887. *Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden.* Z. wiss. Zool., 45.

KÜHN, A. und PIEPHO, H., 1938. *Die Reaktion der Hypodermis und der Verson'schen Drüsen auf das Verpuppungshormon bei Ehestia kühniella* Z. Biol. Zbl., 58.

MC. LACHLAN, R., 1873. *On news forms of extra-European Trichopterous insects.* Journ. Lin. Soc. London. Zool., 11.

LESPÉRON, L., 1937. *Recherches histologiques et expérimentales sur la sécrétion de la soie.* Arch. Zool. exp. et Gén., 79.

LÜBBEN, H., 1907. *Die innere Metamorphose der Trichopteren.* Zool. Jb. Anat., 24.

LUCAS, R., 1893. *Beiträge zur Kenntnis der Trichopteren.* Arch. Naturg., 59.

MARSHALL, WM. S., and VORHIES, C. T., 1906. *Cytological Studies on the spinning glands of Plathyphylax designatus* WALKER *(Phryganeidae).* Int. Monatsschrift f. Anat. und Physiol., 23.

MORGAN, A. H. und O'NEIL, H. D., 1931. *The Function of the tracheal Gills in Larvae if the Caddis-Fly, Macronema zebratum* HAGEN. Physiol. Zool., 4.

MÜLLER, F., 1888. *Larven von Mücken und Haarflüglern mit zweierlei tätigen Atemwerkzeugen.* Entom. Nachr., 14.

MUNSCHEID, L., 1933. *Die Metamorphose des Labiums der Odonaten.* Z. wiss. Zool., 143.

MURRAY, F. und TIEGS, O. W., 1935. *The Metamorphosis of Calandra oryzae.* Quart. Journ. Micr. Sci., 77.

NIELSEN, A., 1942. *Über die Entwicklung und Biologie der Trichopteren mit besonderer Berücksichtigung der Quelltrichopteren Himmerlands.* Arch. f. Hydrobiol., Suppl. Bd. 17.

OERTEL, E., 1930. *Metamorphosis in the Honeybee.* Journ. Morph., 50.

OCHSÉ, W., 1944. *Experimentelle und histologische Beiträge zur innern Metamorphose von Sialis Lutaria* L. Rev. suisse Zool., 51.

PALMÉN, J.-A., 1877. *Zur Morphologie des Tracheensystems.* Helsingfors.

PÉREZ, C., 1903. *Contribution à l'étude des Métamorphoses (Recherches histologiques sur le développement postembryonnaire de la Fourmi rousse).* Bull. Sci. Fr. et Belg., 37.

— 1910. *Métamorphoses des Muscides.* Arch. Zool. exp. et Gén., 4.

PICTET, F.-J., 1834. *Recherches pour servir à l'histoire des Phryganeides.* Genève.

POISSON, R., 1924. *Etude des Hémiptères aquatiques.* Bull. Biol. Fr. et Belg., 58.

POYARKOFF, E., 1910. *Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Coléoptère (la Galéruque de l'Orme).* Arch. anat. micr., 12.

REES, J. VAN, 1888. *Beiträge zur Kenntnis der innern Metamorphose von Musca vomitoria.* Zool. Jb. Anat., 3.

ROBERTSON, CH. W., 1936. *The Metamorphosis of Drosophila melanogaster, including an accurately timed account of the principal morphological changes.* J. Morph., 59.

SCHMIDT, E., 1929. *Histolyse und Histogenese der Muskulatur von Psychoda alternata.* Z. Morh. Oek. Tiere, 37.

SILTALA, A.-J., 1903. *Über die Metamorphose einiger Hydropsychiden.* Acta Soc. Fauna et Flora Fenn., 23.
— 1905. *Trichopterologische Untersuchungen Nr. 2. über die postembryonale Entwicklung der Trichopteren.* Acta. Soc. Fauna Fl. Fenn., 27.
— 1908. *Über die Nahrung der Trichopteren.* Acta Soc. Fa. Fl. Fenn., 29.
THIENEMANN, A., 1903. *Die Putzapparate der Trichopterenpuppen.* Z. Anz., 27.
— 1903. *Analkiemen bei den Larven von Glossosoma boltoni und einigen Hydropsychiden.* Z. Anz., 27.
— 1905. *Biologie der Trichopterenpuppe.* Zool. Jb. Syst.
THORPE, TH., 1933. *Experiments on the respiration of aquatic and parasitic insect larvae.* Ve Congrès d'Entomologie, Paris.
— 1933. *Blood gills of aquatic Insects.* Nature, 131.
TIEGS, O. W., 1922. *Researches on the Insect Metamorphosis (Nasonia).* Trans. and Proc. Roy. Soc. Australia, 46.
TILLYARD, R. J., 1917. *The Biology of Dragonflies.* Cambridge.
ULMER, G., 1903. *Über die Metamorphose der Trichopteren.* Abh. a. d. Geb. Nat. Hamburg, 18.
— 1903. *Hydropsyche pellucidula.* Allg. Z. Ent., 8.
— 1902. *Anleitung zur Aufzucht und Konservierung der Köcherfliegen-Larven und Puppen.* Allg. Z. Ent., 7.
— 1909. *Trichopteren,* in Brauer's Süsswasserfauna Deutschlands.
— 1925. *Trichopteren,* in Schulze's Biologie der Tiere Deutschlands, Berlin.
VORHIES, C. T., 1904. *Habits and Anatomy of the larva of the Caddis fly Platyphylax designatus* WALKER. Trans. Wiscounsin Acad., 15.
WEBER, H., 1933. *Lehrbuch der Entomologie.* Jena.
WEISE, H., 1938. *Die Atmung bei den Larven und Puppen der Schwebefliegen aus der Verwandschaft der Eristalinae unter Berücksichtigung ihrer Metamorphose.* Z. wiss. Zool., 151.
WESENBERG-LUND, C., 1910. *Über die Biologie der Phryganea grandis und der Mechanik ihres Gehäusebaues.* Int. Rev. ges. Hydrobiol. u. Hydrograph., 3.
— 1911. *Biologische Studien über netzspinnende Trichopterenlarven.* Int. Rev. ges. Hydr. u. Hydrogr., Suppl. Bd. 3.
WIGGLESWORTH, V. B., 1932. *On the function of the so-called « retall gills » of insects.* Quart. Journ. micr. Sci., 75.
— 1933. *The effects on salts on the anal gills of Mosquito-larvae.* J. exper. Biol., 10.
— 1933. *The function of anal gills of mosquito-larvae.* J. Exp. Biol., 10.
— 1942. *The principles of Insect physiology.* London.